ACTA HORTI BERGIANI. BAND 11. N:O 2.

APOMEIOSIS UND APOMIXIS BEI ATRAPHAXIS FRUTESCENS C. KOCH

VON

GÖSTA EDMAN

UPPSALA 1931
ALMQVIST & WIKSELLS BOKTRYCKERI-A.-B.

2. Apomeiosis und Apomixis bei Atraphaxis frutescens C. Koch.

Von

GÖSTA EDMAN.

Einleitung.

Bei vielen Pflanzen fehlt der Kernphasenwechsel, der in normalen Fällen mit dem Generationswechsel Hand in Hand geht, d. h. der Gametophyt erhält dieselbe Chromosomenzahl wie der Muttersporophyt und bringt seinerseits einen mit sich gleichchromosomigen Tochtersporophyten hervor. Im folgenden wird ein derartiger Gametophyt als apomeiotisch und der entsprechende Sporophyt als apomiktisch bezeichnet werden (EDMAN 1929 S. 211).

Die betreffenden Erscheinungen sind beinahe überall im Pflanzenreiche wahrgenommen worden, und im allgemeinen steht ihr Vorkommen in keinerlei Zusammenhang mit verwandtschaftlichen Beziehungen. Bemerkenswert ist jedoch, dass sie unter den Embryophyten nur bei den Farnen und Angiospermen mit Gewissheit nachgewiesen sind.

Die bei den genannten Gruppen gefundenen Fälle können hinsichtlich der apomeiotischen Entstehung des Gametophyten in zwei Haupttypen eingeteilt werden, je nachdem dieser Gametophyt (1.) aus einer sporogenen Zelle oder (2.) aus einer nicht sporogenen Zelle entsteht. Die scheinbar gut definierte Grenze zwischen den zwei Typen ist bei den Angiospermen bisweilen unscharf, was darauf beruht, dass es bei ihnen hie und da schwierig sein kann zu entscheiden, was in einer Samenanlage, besonders in einer crassinuzellaten, als Archespor zu betrachten sei oder nicht.

Bei einer Untersuchung der embryologischen Verhältnisse von *Oxyria digyna* Hill fand ich (EDMAN 1929) folgendes. Aus dem primären Archespor, das deutlich mehrzellig ist, entwickeln sich eine oder ein paar zentral gelegene Zellen zum ordentlichen Archespor. Während der Zeit, welche für die früheren Stadien der Reduktionsteilung dieses ordentlichen Archespors — besonders für die Synapsis — erforderlich ist, führen die übrigen, lateral gelegenen Zellen des primären Archespors eine oder mehrere somatische Teilungen durch, so dass aus ihnen antiklin gestellte Reihen von 2—4 mehr oder weniger somatisierten Zellen entstehen.

Das sporogene Gewebe bei *Oxyria* ist einer fakultativen Degeneration ausgesetzt. Diese tritt besonders in den Pollenfächern hervor und kann dort am besten studiert werden, aber sie kann auch im Nuzellus das ordentliche Archespor oder auch dessen Deszendanten befallen. Die Rolle eines Embryosackbilders wird da von den an der Seite des ordentlichen Archespors herstammenden, aber später somatisch gewordenen Zellen übernommen. Diese entwickeln sich direkt zu diploiden Embryosäcken. Die Schwierigkeit zu entscheiden, inwiefern ein Embroysack von sporogener oder nicht sporogener Herkunft ist, wird dadurch erhöht, dass auch Zellen, die von dem Nuzellusgewebe innerhalb des primären Archespors herstammen, zu Embryosack-Initialen werden können.

In gleicher Weise wie es hier für *Oxyria* beschrieben worden ist, deuten MURBECK (1900) und BÖÖS (1917) die Entwicklung bei den von ihnen untersuchten *Alchemilla*-Arten. Ungefähr ähnlich sind vermutlich auch die Verhältnisse bei *Artemisia nitida* (CHIARUGI 1926) und bei *Ochna serrulata* (CHIARUGI und FRANCINI 1930). Möglicherweise waren auch einige von den vielen Embryosäcken, die SCHWARZENBACH (1922) bei *Cardamine bulbifera* sich entwickeln sah, apomeiotisch aus lateral gelegenen, nicht zu dem ordentlichen Archespor gehörenden Zellen entstanden.

In Hinblick auf diese Wahrnehmungen und

da unter den Polygonaceen ausser bei *Oxyria digyna* und *O. elatior* auch bei *Polygonum viviparum* (EDMAN 1929, S. 225), möglicherweise auch bei *Rumex crispus* (DUDGEON 1918) und anderen *Rumex*-Arten (ROTH 1906) apomeiotische Embryosäcke gebildet werden und diese wenigstens in den zwei erstgenannten Fällen (*Oxyria* und *Polygonum viviparum*) aus anderen Zellen als den ordentlichen Embryosackbildern zum Ersatz für diese entstehen, da diese infolge von Schwierigkeiten bei der Reduktionsteilung in manchen Fällen zu Grunde gehen, ferner

da es durch meine Untersuchungen und auch durch die Untersuchungen anderer Forscher (DUDGEON 1918) glaubhaft erscheint, dass ein (wenigstens potentiell) mehrzelliges Archespor bei den Polygonaceen keine Seltenheit ist, und

da innerhalb dieser Familie oft gefunden worden ist, dass das sporogene Gewebe degeneriert (JARETZKY 1927, 1928, ONO 1928, EDMAN 1929),

so erschien es mir möglich, dass man auch anderwärts unter den Polygonaceen als bei den bisher untersuchten Fällen apomeiotische Phänomene finden könnte, die mehr oder weniger denen der *Oxyria digyna* gleichen.

Ich untersuchte daher die Polygonaceen des Reichsmuseums in Stockholm hinsichtlich der Pollenbildung. Meine Absicht war, später alle diejenigen von ihnen embryologisch zu untersuchen die eine schlechte Pollenbildung aufwiesen. Ich fand zahlreiche Fälle derartiger Polygonaceen, aber bisher hatte ich nur Gelegenheit zwei von ihnen embryologisch zu untersuchen, nämlich *Polygonum bistorta* L. und *Atraphaxis frutescens* C. Koch. Es ist bemerkenswert, dass ich schon bei diesen beiden Arten eigentümliche Entwicklungsverhältnisse im Nuzellus vorfand. *Polygonum bistorta* habe ich nur ganz flüchtig untersucht, *Atraphaxis frutescens* dagegen eingehend. Es zeigte sich, dass diese Pflanze eine Entwicklung hatte, die in vieler Beziehung der von *Oxyria* glich, aber bei *Atraphaxis* entwickeln sich Embryosäcke auch tief in der Chalaza. Hier liegt also eine aus-

gesprochene Aposporie vor, wie sie früher nur bei einigen Kompositen (ROSENBERG 1906, 1908, 1930) und möglicherweise auch bei *Ochna serrulata* (CHIARUGI und FRANCINI 1930) wahrgenommen worden ist.

Material und Methode.

Das Untersuchungsmaterial der *Atraphaxis frutescens* C. Koch ist im botanischen Garten von Lund im Sommer 1929 von den Herren Amanuensis Fil. kand. E. SÖDERBERG und Fil. mag. N. P. ÅKERBERG, im Sommer 1930 von mir eingesammelt worden. Ausserdem habe ich Material von *Atraphaxis lanceolata* Meissn. untersucht, das von Herrn Fil. mag. S. JUNELL im Sommer 1930 im botanischen Garten von Berlin eingesammelt worden war. Ich habe auch Wurzelspitzen folgender *Atraphaxis*-Arten untersucht: *Atraphaxis frutescens* C. Koch (aus dem bot. Garten von Darmstadt), *A. lanceolata* Meissn. (Lyon), *A. Billardieri* Jaub. et Spach. (Hamburg) und *A. spinosa* L. (Lyon). Die zur Erlangung der Wurzelspitzen verwendeten Früchte hatte mir Herr Prof. Dr. ROB. E. FRIES aus dem Samenaustausch des Bergianischen Gartens (Stockholm) wohlwollend zur Verfügung gestellt.

Allen diesen Herren, die mir bei der Anschaffung des Materiales zu dieser Untersuchung behilflich waren, sage ich meinen herzlichen Dank.

Das Material wurde mit KARPETCHENKO's Formalin-Chromsäure-Mischung fixiert. Die Mikrotomschnitte — von Wurzelspitzen und jüngeren Blütenstadien 8 μ, von älteren Blütenstadien 15 μ, von halb- und ganzreifen Früchten 25 μ dick — wurden mit Eisen-Hämatoxylin und Lichtgrün gefärbt.

Die Figuren sind unter Verwendung von Zeiss' Optik und Abbes Zeichenapparat gezeichnet worden.

Verwandtschaftliche Beziehungen.

Die Gattung *Atraphaxis* ist mit ungefähr 20 Arten — Steppen- und Wüstenpflanzen — beschrieben (*Index kewensis* bis 1925) und diese Arten sind über ein ziemlich zusammenhängendes Gebiet verbreitet: vom Nordosten Afrikas (Ägypten) über den Südosten Europas (Griechenland und das südöstliche Russland) und den Westen Asiens (die Wüste von Arabien, Syrien, Kleinasien, die Kaukasusländer, Persien, Afghanistan, Turkestan, Uralsibirien) bis nach Zentralasien (Dsungarei und Mongolei).

Die Gattung wird gewöhnlich in zwei Gruppen eingeteilt, jede mit einem Repräsentanten, der mehr als die anderen Arten verbreitet ist: *Atraphaxis spinosa* L. von den ägyptisch-arabischen Wüsten und dem südöstlichen Russland bis in die Dsungarei, *Atraphaxis frutescens* C. Koch vom südöstlichen Russland bis in die Dsungarei.

Meines Wissens ist die Gattung *Atraphaxis* monographisch seit 1856 (MEISSNER) nicht bearbeitet worden. In Hinblick auf die lange Zeit, die seither verflossen ist, und die erhebliche Erweiterung der Kenntnisse bezüglich dieser Gat-

tung wäre eine Revision ihrer Systematik sicher erforderlich. Die gegenwärtige Begrenzung vieler Arten der Gattung ist wahrscheinlich viel zu schwebend.

Schon LEDEBOUR (1847—1849) machte darauf aufmerksam, dass die noch als Art geltende Linneanische *Atraphaxis spinosa* eine sehr variable Pflanze ist, »valde varians, in aridis spinescens, in fertilioribus inermis. Folia angustiora et latiora, omnino plana et margine undulato vel reflexo, plus minus glauca et viridia, ita ut *A. replicatam, crassifoliam* et *Laxmanni* huius formae inconstantes videntur, quae speciminibus intermediis conjunguntur.»

DAMMER (1891) hebt hervor, dass die Gattung aus »einander meist sehr ähnlichen Arten» besteht.

Auch *Atraphaxis frutescens* ist polymorph, wenn auch vielleicht nicht eben so hochgradig wie *A. spinosa.* Unter den Synonymen für *A. frutescens* C. Koch führen beispielsweise ASCHERSON und GRÄBNER (1908—1913) *Atraphaxis lanceolata* Meissn. an.

Mein Berliner Material von *Atraphaxis lanceolata* war sehr beschränkt und bestand aus Blütenstadien mit nur fertigen oder in der Entwicklung begriffenen Embryosäcken. Diese wiesen genau dieselben Eigentümlichkeiten auf, welche ähnliche Stadien bei *Atraphaxis frutescens* von Lund kennzeichneten. Vermutlich ist auch im übrigen die Entwicklung die gleiche. Diese Übereinstimmung muss ja nicht eine Bestätigung der Ansicht sein, dass die beiden Arten synonym sind, denn es ist sehr leicht möglich, dass die gefundene Eigentümlichkeit innerhalb der Gattung *Atraphaxis* mehrfach vorkommt, was ja auch mit der Aposporie innerhalb der Gattung *Hieracium* der Fall ist.

Für die Gattung *Atraphaxis* sind bisher keine Chromosomenzahlen bekannt. Leider war es auch bei dieser Untersuchung nicht möglich absolut exakte Zahlen festzustellen, was teils darauf zurückzuführen ist, dass die Anzahl der Chromosomen ziemlich gross ist, teils, dass sie sowohl bei der somatischen, als auch bei der meiotischen Teilung recht dicht angeordnet lagen. Obwohl ich alle die Stellen in meinen Präparaten durchmusterte, die Kerne mit der diploiden Zahl enthalten müssen, habe ich in Blütenteilen von *Atraphaxis frutescens* nur approximativ 2 x als circa 45 bestimmen können.

In Wurzelspitzen aus Früchten von *Atraphaxis frutescens* (Darmstadt) habe ich 2 x = circa 90 gefunden, von *Atraphaxis lanceolata* (Lyon), *Atraphaxis spinosa* (Lyon) und *A. Billardieri* 2 x = circa 45. Die exakten Zahlen sind wahrscheinlich 44 bezw. 88, was bedeuten würde, dass diese *Atraphaxis*-Arten tetraploid bezw. octoploid sind im Verhältnis zu *Polygonum,* bei welcher Gattung nebst der Grundzahl 10 auch die (aus der Zehnzahl abgeleitete? EDMAN 1929) Grundzahl 11 gefunden ist (JARETZKY 1927, 1928, EDMAN 1929). *Atraphaxis* steht ja *Polygonum* sehr nahe. Von LINNÉ, aber auch von späteren Forschern sind *Atraphaxis*-Arten als *Polygonum*-Arten beschrieben worden, so z. B. eben *A. frutescens* C. Koch als *Polygonum frutescens* von LINNÉ (1753) und als *Polygonum fruticosum* von GMELIN (1768).

Die Bildung der Pollenkörner.

Die Anthere und das Mikroarchespor machen bei *Atraphaxis* dieselbe Entwicklung durch wie beispielsweise bei *Oxyria digyna* (EDMAN 1929 S. 169). Bei manchen Polygonazeen bilden die Sporenmutterzellen in einem Pollenfach eine einfache Zellenreihe (z. B. bei vielen *Polygonum*-Arten), bei anderen ein mehrere Zellenlager dickes Gewebe (z. B. bei *Oxyria*). *Atraphaxis frutescens* gehört dem letzteren Typus an.

Die Teilung der Pollenmutterzellen geht im allgemeinen in mehr oder weniger anomaler Weise vor sich. Die dadurch entstandenen Schwierigkeiten für ihre Entwicklung oder die ihrer Deszendanten können sich während aller Stadien dieser Zellelemente bemerkbar machen — von dem »Ruhe»-Stadium der Pollenmutterzelle bis zu dem eventuell gebildeten morphologisch normalen Pollenkorn — wobei die betreffenden Zellelemente in ihrer Entwicklung gehemmt werden und absterben.

Infolge der relativ hohen Chromosomenzahl und der Lage der Chromosomen dicht aneinander (was möglicherweise auf die Fixierung zurückzuführen ist) habe ich mehrere Einzelheiten im Reduktionsteilungsmechanismus nicht aufklären können, aber die Hauptzüge desselben war ich doch imstande zu verfolgen.

Die Entstehung von mehr oder weniger normalen und überzähligen Tetraden. Die Entwicklung verläuft im grossen und ganzen in gleicher Weise, wie ROSENBERG (1926—1927) es für *Hieracium boreale* beschrieben hat.

Schon in dem auf ein langwieriges Synapsisstadium folgenden Spiremstadium geht aus dem Verhalten der Fäden hervor, dass die Chromosomen teils gepaart, teils ungepaart sind. Es war bei allen Diakinesenkernen unmöglich, sie vollständig zu analysieren, weshalb hier auch die Zahl 2x nicht exakt festgestellt werden konnte. Univalente und bivalente Chromosomen konnten zwar identifiziert werden, aber ausserdem kamen kleinere und grössere Anhäufungen von Chromosomenelementen vor, deren Natur als nahe aneinanderliegende Gemini oder Einzelchromosomen oder auch Tri- bzw. Tetrasomen nicht ermittelt werden konnte.

In den meisten Fällen herrschen Gemini vor. Die dabei vorkommenden univalenten Chromosomen sind ziemlich kurz und gedrungen (Fig. 1). In einer geringeren Anzahl von Fällen dominieren die univalenten Chromosomen, die dann verhältnismässig lang und schmal sind (Fig. 2).

Sowohl die Gemini als auch die univalenten Chromosomen reihen sich in der Metaphasenplatte ein (Fig. 3). In der Anaphase geht ein Teil der univalenten Chromosomen (möglicherweise die überschüssigen in eventuell vorkommenden Tri- oder Tetrasomen) vor den Geminichromosomen, ein Teil nach denselben gegen die Pole (Fig. 4). Ein Teil der univalenten Chromosomen, gewöhnlich solche, die lange in der Äquatorialebene liegen geblieben sind, können eine Teilung durchmachen (Fig. 5). Wenn die Zeit für die Kernmembranbildung gekommen ist, haben sich bisweilen alle Chromosomen an den Polen versammelt, aber meist findet man eine geringere Anzahl zurückgebliebener in den Spindeln. In Fig. 6 sind ein paar dieser Zurückgebliebenen Hälften von Univalenten. Ich

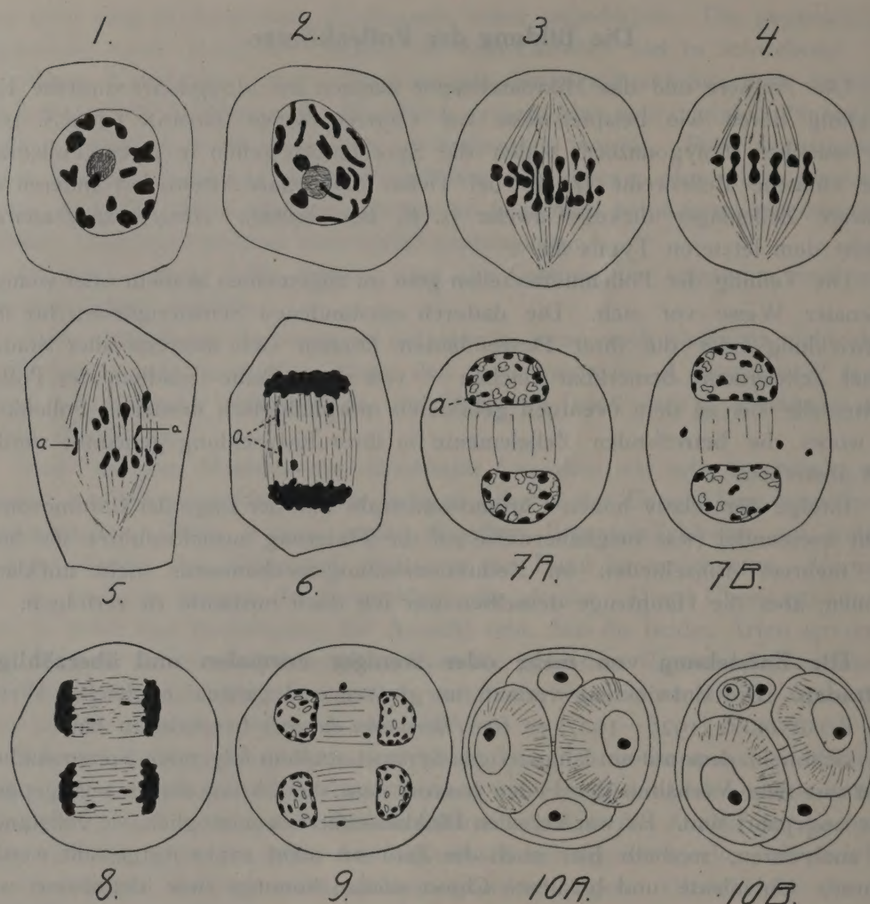


Fig. 1—10. Pollenbildung bei *Atraphaxis frutescens*. Die Figuren sind halbschematisch gezeichnet worden, weil sie nur die Anordnung, die Teilung und die Verteilung der Chromosomen berücksichtigen. Fig. 1. Diakinesenkern mit Gemini und wenige ± kurzen Univalenten. Fig. 2. Diakinesenkern mit Gemini und Univalenten von »somatischem» Aussehen. Fig. 3. Beginnende Anaphase mit sich teilenden Gemini und sich verteilenden Univalenten. Fig. 4. Metaphasenplatte mit Vorläufern. Fig. 5. Anaphase mit sich teilenden Univalenten (a). Fig. 6. Späte Anaphase oder frühe Telophase mit Nachzüglern, von denen zwei (a) halbierte Univalente (Hemiunivalente) sind. Fig. 7 A. Interkinesenkerne mit Hemiunivalenten (a). Fig. 7 B. Interkinesenkerne und Nachzügler. Fig. 8. Homöotypische Teilung mit Nachzüglern. Fig. 9. Die vier Kerne der homöotypischen Teilung nebst Nachzüglern und Zwergkernen. Figg. 10 A und B. »Tetraden».

habe niemals gesehen, dass solche zurückgebliebene Chromosomen Zwergkerne gebildet hätten.

In den Interkinesenkernen ist der Unterschied zwischen den »ganzen» Chromosomen (Univalente und Geminihälften) und den eventuell vorkommenden Univalenthälften augenscheinlich. Die ersteren sind viel grösser und geteilt, die letzteren, kleineren, sind nicht geteilt (Fig. 7 A). Ich schlage vor, letztere Chromosomen, die bei der homöotypischen Teilung eine gewisse Rolle spielen können, als Hemiunivalente zu bezeichnen.

Die Chromosomen sind meist ziemlich gleichförmig zwischen den beiden Interkinesenkernen verteilt. In Fig. 7 B enthält der eine Kern 22 Chromosomen, der andere 19 (oder 20), und ausserdem sind 3 im Zytoplasma liegen geblieben. Die Summe der an der heterotypischen Teilung teilnehmenden Chromosomen wäre in diesem Falle demnach 44 (oder 45). In einem anderen Fall (Fig. 7 A) zählte ich 26 Chromosomen in dem einen, 20 Chromosomen in dem anderen Kern. In diesem Fall hatten sich ein paar Univalente geteilt.

In der Metaphase der homöotypischen Teilung ordnen sich sowohl geteilte Chromosomen, als auch eventuell vorkommende ungeteilte Hemiunivalente in der Aequatorialebene an. In der Anaphase wandern die Hemiunivalenten in willkürlicher Verteilung gegen die Pole, und das kann eine ungleiche Verteilung zur Folge haben. Auch bei dieser Anaphase kann das eine oder das andere Chromosom sich verspäten (Fig. 8). Diese sind vermutlich Hemiunivalente. ROSENBERG (1927 S. 311) hält es für wahrscheinlich, dass bei *Hieracium boreale* solche zurückgebliebene Chromosomen dieses Ursprunges sind.

Das Resultat der homöotypischen Teilung sind vier mehr oder weniger verschieden grosse Kerne und ausserdem oft in den Spindeln liegende isolierte Chromosomen oder Zwergkerne (Fig. 9). »Diese verdanken wohl ihre Entstehung den verspäteten Chromosomen der zweiten Teilung» (ROSENBERG 1927 S. 312).

Wenn die Mutterzellen mit diesen Kernen daran gehen, Pollenzellen zu bilden, so geschieht dies durch Furchung, wodurch mehr oder weniger anomale vierzählige (Fig. 10 A) und überzählige (Fig. 10 B) »Tetraden» entstehen. Werden die Pollenzellen mit Exin umgeben, so bildet sich solches auch rings um die Zwergpollenzellen. Der Protoplast, sowohl in diesen als auch in den kleinen chromatinarmen Pollenkörnern, stirbt bald ab (Fig. 25).

Die Entstehung von Dyaden und diploiden Pollenkörnern. Bei der Teilung einiger Pollenmutterzellen ist der Verlauf ein anderer als der eben geschilderte.

Im allgemeinen tritt eine kleine Verzögerung zwischen jeder Teilung der verschiedenen Pollenmutterzellen in einem Pollenfach ein. Diese Verzögerung findet in akropetaler Richtung statt. Daraus folgt, dass die Pollenmutterzellen umso frühere Teilungsstadien aufweisen, je näher der Spitze sie liegen. Jedoch ist der Unterschied zwischen den Basis- und Spitzenzellen nicht gross. Bei langwierigen Stadien — z. B. bei der Synapsis und Diakinese — können sie sich alle scheinbar im selben Stadium befinden. Ebenso wie die Teilungen bei dieser Pflanze Anomalien aufweisen, so können auch bezüglich der hier geschilderten Reihenfolge innerhalb der verschiedenen Stadien Unregelmässigkeiten vorkommen, aber in den meisten Fällen ist es doch möglich, von dem Aussehen der umgebenden Pollenmutterzellen auf den Zustand zu schliessen, in dem sich eine bestimmte Pollenmutterzelle befinden dürfte.

Nun kommt es hie und da vor, dass während bei den umliegenden Zellen sich die Kerne in der Anaphase befinden, mit nur dem einen oder anderen univalenten Chromosom noch in der Spindel (Fig. 6), vereinzelte Zellen die Chromosomen mehr oder weniger gleichförmig über die ganze Spindel verteilt

haben (Fig. 11). Die Anzahl verspäteter Chromosomen ist vermehrt, vermutlich infolge von Erhöhung der Anzahl von Univalenten.

Wenn der Zeitpunkt für die Kernmembranbildung gekommen ist, verhindert die Chromosomenverteilung in der Spindel das Anlegen zweier getrennter Membranen. Statt dessen verschmelzen diese zu einer einzigen, die ganze Chromosomen-

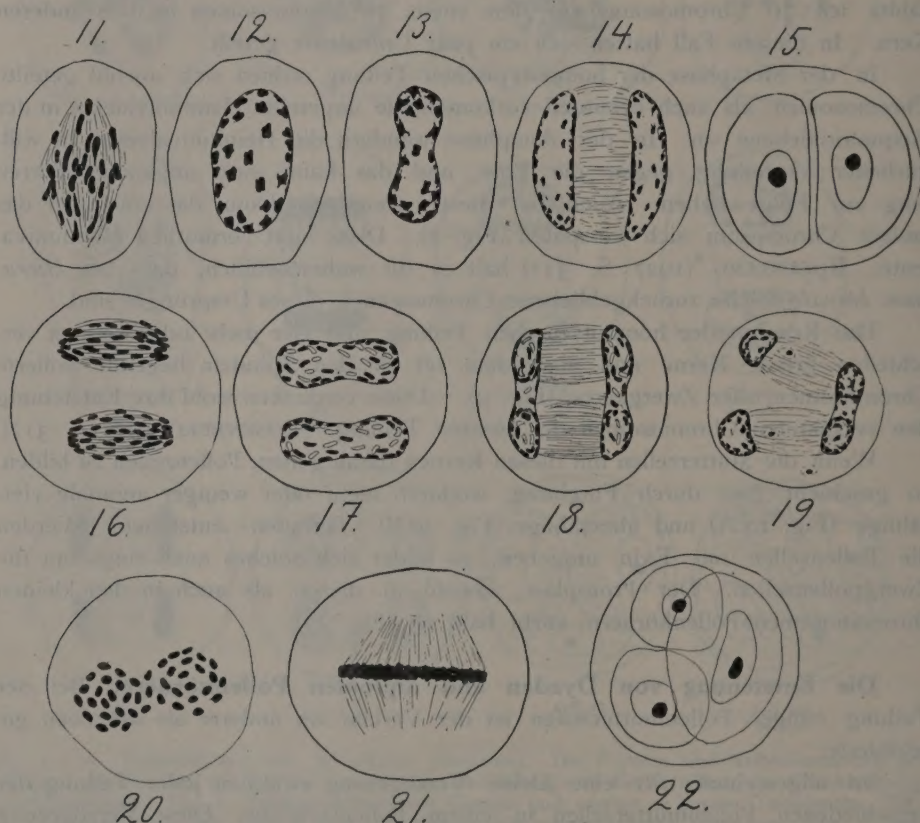


Fig. 11—22. Pollenbildung bei *Atraphaxis frutescens.* Halbschematisch. Fig. 11. Gleichförmige Verteilung der Chromosomen in einer heterotypischen Spindel. Fig. 12 und 13. »Diploide» Restitutions-(Sammel-)Kerne. Fig. 14. Die nach der »homöotypischen» Teilung eines Sammelkerns entstandenen »diploiden» Kerne. Fig. 15. Dyade von »diploiden» Pollenzellen. Fig. 16. Homöotypische Teilung mit vielen Nachzüglern (beinahe gleichförmiger Verteilung der Chromosomen) in den Spindeln. Fig. 17. »Diploide» Restitutions-(Sammel-)Kerne, die bei einer Teilung nach der Figur 15 entstanden sind. Fig. 18 und 19. Sammelkernbildung durch die Anlegung einer gemeinsamen Membran um nahe bei einander liegende homöotypisch telophasische Chromosomensammlungen. Fig. 20 und 21. »Verschmolzene» homöotypische Metaphasenplatten. Fig. 22. Eine Triade.

ansammlung umschliessenden Membran (Fig. 12). Ein Zwischending zwischen der Form dieses Kernes, der bei der gleichförmigen Verteilung der Chromosomen in der Spindel entsteht, und der Bildung von zwei Kernen ist der Kern, der gebildet wird, wenn die Anzahl der beim Äquator zurückgebliebenen Chromosomen geringer ist, als gegen die Pole zu. In diesem Falle entsteht ein hantelförmiger Kern (Fig. 13). Die Chromosomenzahl dieser »Sammelkerne» (Restitu-

tionskerne) ist begreiflicherweise die doppelte, infolge der Teilung von Univalenten möglicherweise sogar noch höher.

Die nachfolgende Teilung entspricht natürlich der homöotypischen Teilung und ist demnach eine Äquationsteilung. Etwaige — von zerteilten Univalenten herstammende — Nachzügler habe ich nicht beobachtet. Diese homöotypische Teilung resultiert demnach in einer Dyade, deren Kerne die diploide Zahl haben (Fig. 14).

Für Dyaden mit ungefähr diploiden Pollenkörnern ist auch eine andere Entstehungsweise (vielleicht sogar zwei) denkbar.

Wenn die durch die heterotypische Teilung entstandenen Interkinesenkerne die homöotypische Teilung durchmachen, kann bisweilen dieselbe Situation entstehen, wie bei der heterotypischen Teilung, welche zur Entstehung der diploiden »Sammelkerne» führte. Auch bei der homöotypischen Teilung können die Chromosomen ziemlich gleichförmig innerhalb der Spindel verteilt bleiben (Fig. 16). Ob dies die Folge einer zunehmenden Teilung von Univalenten in der heterotypischen Teilung ist, also einer Vermehrung der Hemiunivalenten, habe ich noch nicht entscheiden können.

Auch hier muss die Bildung einer einzigen Membran, die für alle Chromosomen der Spindel gemeinsam ist, die Folge sein, es entsteht ein diploider »Sammelkern». In den wenigen Fällen, wo ich die Bildung derartiger homöotypischer »Sammelkerne» beobachten konnte, haben die beiden konjungierenden Teilungen solche geliefert (Fig. 17). ROSENBERG erwähnt in seiner Darstellung der Bildung von Restitutionskernen (1927) nichts über die Entstehung von solchen bei der homöotypischen Teilung. Später (1930 S. 54), gelegentlich der Wiedergabe einer Figur, die CARANO (1921) von der Entwicklung der Embryosackmutterzelle bei *Erigeron Karwinskianus* var. *mucronatus* gebracht hatte und die einen Embryosack mit zwei axial gestellten, hantelförmigen Kernen darstellt, bemerkt ROSENBERG, »interessant ist die Figur, wo eine Art Restitutionskernbildung auch während der homöotypischen Teilung vorzuliegen scheint».

Streng genommen sind diese »Sammelkerne» durch eine Art Verschmelzungsprozedur in der Längsrichtung der Spindel entstanden. Im Zusammenhang mit der Anlage der Kernmembran sind zwei ungefähr haploide Chromosomengarnituren von ein und derselben Kernmembran »eingefangen» worden.

»Sammelkerne» können indessen auch dadurch entstehen, dass bei der homöotypischen Teilung die zwei Spindeln nahe und mehr oder weniger parallel zueinander zu liegen kommen oder sogar so fungieren als wären sie nur eine Spindel. Auch in diesem Falle bilden sich die »Sammelkerne» im Zusammenhang mit der Anlage der Kernmembran; und dies als Folge davon, dass zwei Ansammlungen von Chromosomen so nahe aneinander zu liegen kommen oder dadurch, dass einzelne in der Peripherie liegende Chromosomen so in Kontakt miteinander kommen, dass sie der mehr oder weniger gleichförmigen Chromosomenverteilung in ein und derselben Spindel entsprechen und deshalb ein gewisses Hindernis für die Anlage von zwei verschiedenen Kernmembranen bilden, weshalb eine gemeinsame solche die beiden Chromosomenansammlungen »einfängt». Diese Bildungsweise entspricht ganz der »Endoduplication» JOR-

GENSENS (1927). Wenn man von den früher erwähnten Fällen sagen kann, dass sie eine Verschmelzung in der Längsrichtung der Spindel sind, so sind die zuletzt geschilderten Fälle eine Verschmelzung in der Querrichtung der Spindel.

Als eine Verschmelzung in der Querrichtung könnte Fig. 18 gedeutet werden. Die Lage der Chromosomen und das Aussehen der Spindeln ermöglicht die Annahme, dass die Chromosomen in jedem Kern aus zwei Garnituren bestehen, von denen jede aus einer eigenen Metaphasenplatte entstanden ist, die aber teils infolge ihrer Lage so nahe aneinander, teils infolge des Vorkommens von ver-

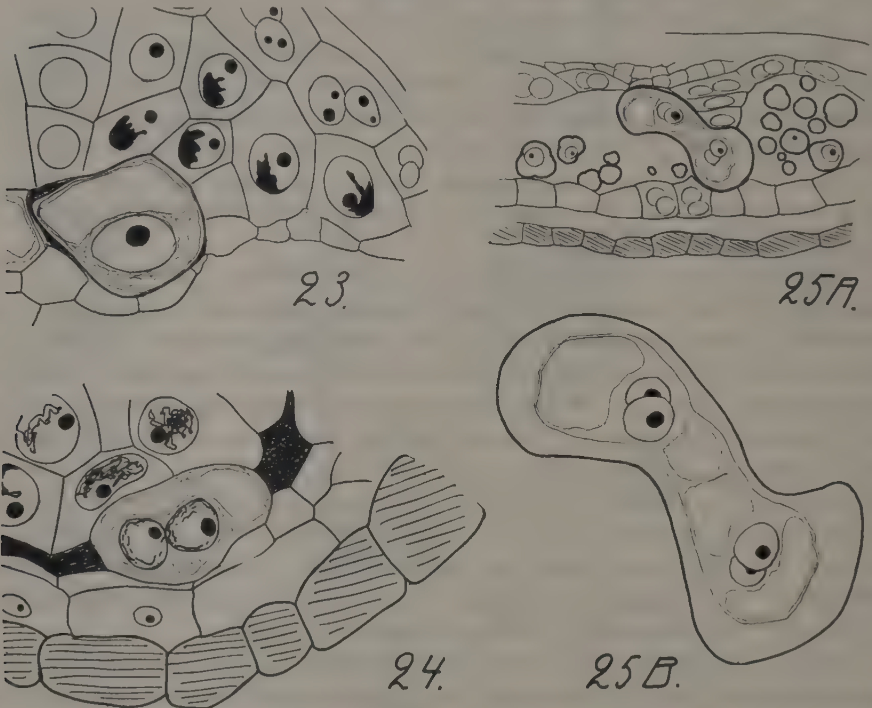


Fig. 23—25. Hypertrophierende Tapetenzellen bei *Atraphaxis frutescens*. Fig. 23. Eine einkernige Zelle aus der dem Konnektiv zugewandten Seite des Pollenfaches. Fig. 24. Eine zweikernige Zelle aus der Tapete der Aussenwand. Fig. 25 A. Eine vierkernige Zelle. Die Fig. zeigt auch die verschiedenen Grössen der Pollenkörner. Fig. 25 B. Die vierkernige Zelle, stärker vergrössert.

bindenden Chromosomen von einer gemeinsamen Membran umgeben worden sind. Fig. 20 zeigt eine vom Pol her gesehene Metaphasenplatte der homöotypischen Teilung. Diese kann möglicherweise durch die Annäherung der Metaphasenplatten zweier Interkinesenkerne entstanden sein. Fig. 21 zeigt eine derartige Metaphasenplatte von der Seite. Die Spindel scheint zwar gemeinsam zu sein, aber durch das Einstellen des optischen Querschnittes in verschiedene Ebenen ging hervor, dass die Form dieser Platte dieselbe war, wie die auf Fig. 20. Fig. 19 deutet wohl auf eine einseitige Verschmelzung hin, und nicht auf die Anlage einer tripolaren Spindel eines heterotypischen »Sammelkernes».

Aus den Zellen mit den auf die eine oder die andere Weise entstandenen zwei (oder drei, siehe Fig. 19) Kernen werden durch Furchung Pollendyaden (Fig. 15) oder -triaden (Fig. 22) und durch die weitere Entwicklung der Pollenzellen grosse diploide dreikernige Pollenkörner gebildet.

Die Entstehung von »Riesenpollenkörnern». Eine häufige Erscheinung bei *Atraphaxis frutescens* ist die enorme Vergrösserung einer Tapetenzelle.

Eine solche sich vergrössernde Zelle kann entweder der Tapete der Aussenwand des Pollenfaches (Fig. 24) oder der Innenwand desselben (Fig. 23) angehören. Im ersteren Fall stammt sie also von der primären Archesporzelle ab, im anderen Fall von einer rein somatischen Zelle. Die Vergrösserung ist erheblich, und im Zusammenhang damit werden grosse Vakuolen gebildet (Fig. 25 B). Durch das Wachstum werden diese Zellen mehr oder weniger lang gestreckt und mehr oder weniger gebogen. Der primäre Kern macht eine Aequationsteilung durch, auf die oft eine zweite Teilung folgt, und in den erwachsenen Zellen sind zwei oder (meist) vier Kerne enthalten (Fig. 25).

In allen den Fällen, wo ich derartige hypertrophierende Zellen wahrgenommen habe, befanden sich absterbende Zellen — Tapetenzellen, Sporenmutterzellen oder deren Deszendanten — in ihrer unmittelbaren Nähe. Hinsichtlich der Auffassung ähnlicher Phänomene, inwiefern sie als Konkurrenz- oder Korrelationserscheinungen zu betrachten sind oder als durch Nekrohormone im Sinne HABERLANDTs verursacht, siehe EDMAN (1929 S. 226) und die dort angeführte Literatur.

Auch diese embryosackähnlichen Bildungen können mit Exin bekleidet und zu wirklichen »Riesenpollenkörnern» (Fig. 25) werden, aber sie degenerieren ziemlich rasch.

Die Entstehung und Entwicklung der Embryosäcke.

Die Entstehung und Natur der Embryosackinitialen. Der Bau der Samenanlage während ihrer verschiedenen Entwicklungsstadien bietet nichts Bemerkenswertes dar und ist im grossen und ganzen derselbe, wie bei anderen untersuchten Polygonaceen (siehe EDMAN 1929 S. 169). Es verdient jedoch erwähnt zu werden, dass sich eine Platte von Zellen mit dunklem (gerbstoffhaltigem) Inhalt und mit mehr oder weniger stark verdickten Wänden an der Basis des Nuzellus bildet. Diese Platte, Hypostase, wird, sozusagen durch die Basis des Nuzellus hindurch, die Fortsetzung der Nuzellusepidermis und grenzt den Nuzellus von der Chalaza ab. Die Umwandlung der Zellen zu dieser Platte ist vollzogen, wenn die Embryosäcke fertig ausgebildet sind. Meist werden die im Zentrum gelegenen Zellen zuletzt umgebildet, wodurch lange ein Verbindungsglied von mehr oder weniger entwicklungsfähigen Zellen zwischen dem Nuzellus und der Chalaza erhalten bleibt.

In einem jungen Nuzellus haben viele subepidermal gelegene Zellen das Aussehen von primären Archesporzellen (Fig. 26). Die Entwicklung zeigt jedoch,

dass von ihnen nur eine (Fig. 27) oder bisweilen zwei axial gelegene zum ordentlichen Archespor werden (demnach mit der Aufgabe, wenn möglich, den Gametophyten zu bilden), während die an der Seite dieses legitimen Archespors gelegenen Zellen perikline, somatische Teilungen durchführen. Infolge der Langwierigkeit der heterotypischen Teilung, vor allem des Synapsisstadiums, können diese lateralen Zellen drei- bis vierzellige Zellreihen bilden, ehe noch die legitime E.M.Z. ihre erste Teilung vollzogen hat.

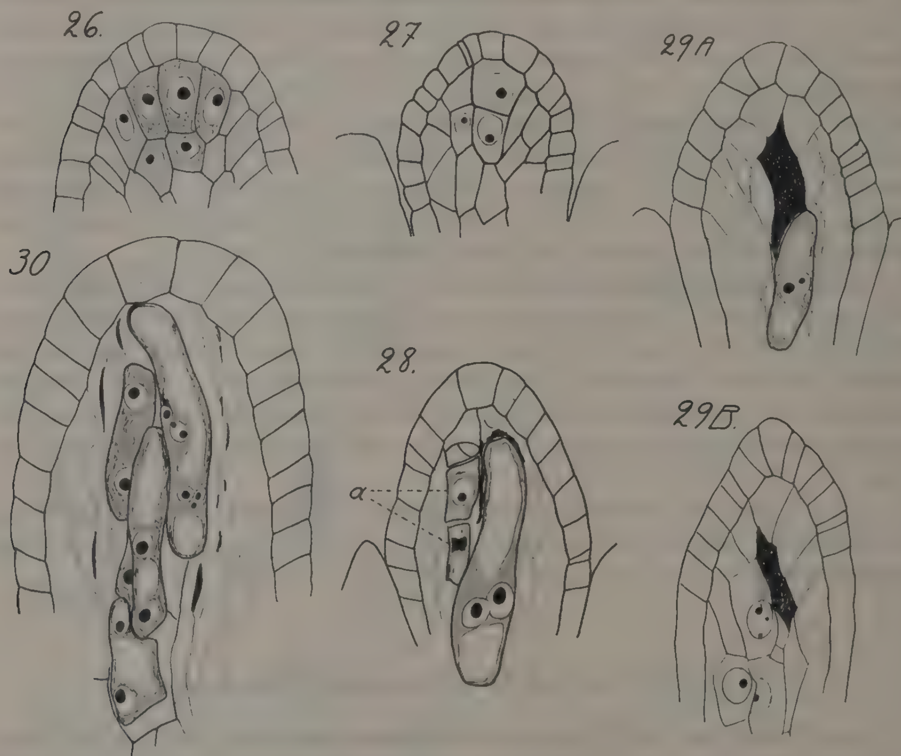


Fig. 26—30. Entwicklung des Makroarchespors bei *Atraphaxis frutescens*. Fig. 26. Primäres Archespor. Fig. 27. Sekundäres ordentliches Archespor. Fig. 28. Degenerierende Dyadenzellen des ordentlichen Archespors werden von einem auswachsenden adventiven E. S. verdrängt. Fig. 29. Das ordentliche Archespor ist gestorben. Adventive Zellen beginnen auszuwachsen. Fig. 30. Die adventiven Zellen haben Embryosäcke gebildet.

Leider habe ich nur ein paar Mitosen gefunden, von denen man annehmen konnte, dass sie zur Teilung des ordentlichen Archespors gehörten, und diese haben schlechterdings keinerlei Aufschluss darüber gegeben, inwiefern die Reduktionsteilung, die der E.M.Z.-Kern beginnt, als Meiosis zu Ende geführt wird oder ob sie, wie bei so vielen anderen apomeiotischen Pflanzen, in eine Äquationsteilung umschlägt. Ich habe auch bisher keine Fälle beobachtet, die mit Sicherheit zu erkennen geben, dass eine geregelte Tetradenbildung stattfindet, dagegen einen Fall, wo ich das Gesehene als zwei Dyadenzellen deuten musste (Fig. 28, a). Nach den Vakuolen zu schliessen, scheinen diese beiden Zellen

im Begriff gewesen zu sein, zu Embryosäcken auszuwachsen, aber von einem lateral gebildeten, schon zweikernigen, vermutlich diploiden Embryosack verdrängt worden zu sein. Ausgeschlossen ist vielleicht nicht, dass diese Dyade in gleicher Weise entstanden ist, wie die vorhin geschilderten Pollendyaden, aber dass sie infolge von Störungen im Chromatingleichgewicht degeneriert und durch den wenigstens scheinbar lebenskräftigeren, schon zweikernigen Embryosack ersetzt wird.

Auch wenn ich also bisher nicht wahrnehmen konnte, in welcher Weise die Teilung der Zellen in dem ordentlichen Archespor vor sich geht, so ist es doch höchst wahrscheinlich, dass aus demselben (haploide oder diploide) Embryosackinitialen entstehen können. Darauf deuten gewisse Kerngrössenverhältnisse hin (siehe EDMAN 1929 S. 190). Ich habe Fälle beobachtet, wo in einem zentral gelegenen Embryosack die (vermutlich haploiden) Kerne bedeutend kleiner waren, als die Kerne in den umgebenden Embryosäcken, die sich in demselben Entwicklungsstadium befanden. Es sind mir auch Fälle vorgekommen, wo sich keine absterbenden Zellen im Zentrum vorfanden, wo aber doch die Kerne der vorhandenen Embryosäcke so gross waren, dass man allem Anschein nach annehmen konnte, sie seien alle diploid.

Die Degeneration, die sich wenigstens fakultativ bei der Entwicklung des mikrosporogenen Gewebes geltend macht, kann — wahrscheinlich meist — auch das ordentliche Makroarchespor oder dessen Deszendanten angreifen, wodurch diese Elemente untergehen. Ebenso wie bei *Oxyria digyna* (EDMAN 1929 S. 180), so übernehmen auch bei *Atraphaxis frutescens* in diesen Fällen andere Zellen die Funktion von Embryosackbildnern.

Aus denselben Gründen, weshalb ich die gleichartige Erscheinung bei *Oxyria digyna* (EDMAN 1929 S. 214, Fig. 14) als eine Korrelationserscheinung betrachtete, bin ich der Meinung, dass auch bei *Atraphaxis frutescens* das Absterben des ordentlichen Archespors das Primäre, die Entwicklung der »adventiven» Zellen das Sekundäre sei.

Tritt die Degeneration in einem hinreichend frühen Stadium ein, so werden die umgebenden Zellen zu Embryosackbildnern entwickelt. Inwiefern sie direkt oder erst nach einer Zellteilung zu solchen werden, soll später diskutiert werden. Man kann sie in drei Kategorien einteilen:

1. Deszendanten von den an der Seite des ordentlichen Archespors liegenden Zellen, die während des primären Stadiums desselben den Eindruck machten, archesporial zu sein, aber die dann somatische Teilungen durchgeführt haben,

2. rein somatische Deszendanten von Nuzelluszellen unterhalb des »mehrzelligen primären Archespors». In einem mehr vorgerückten Stadium des Nuzellus sind diese Deszendanten unmittelbar oberhalb oder im Zentrum der früher erwähnten Hypostasen gelegen,

3. rein somatische Zellen in der Chalaza.

Wenn die auf die Degeneration folgende »adventive» Entwicklung einsetzt und die rings um das ordentliche Archespor liegenden Zellen heranzuwachsen anfangen, entsteht ein starkes Gedränge, und in dem Wirrwarr (Fig. 30), das

dies mit sich führt, ist es so gut wie unmöglich zu entscheiden, welcher Kategorie eine gewisse Embryosackinitiale angehört. Insbesondere gilt dies von der Unterscheidung zwischen Kategorie 1 und 2; zwischen 2 und 3 ist es leichter, da die Hypostase einen ziemlich guten Indikator für den Unterschied ausmacht.

Man kann sagen, dass in der Regel die drei Kategorien von »adventiven» Embryosackbildnern der Reihe nach in Funktion gesetzt werden, und zwar so, dass zuerst die mehr oder weniger potentiellen Archesporzellen, dann die rein somatischen, weiter nach innen zu gelegenen Nuzelluszellen und zuletzt die chalazalen Zellen kommen. Fig. 29 A und B zeigen einen Fall, wo das ordentliche Archespor abgestorben ist, ehe die E.M.Z. sich geteilt hat. Rings um diese sind eine Menge, offensichtlich der Kategorie 1 angehörende Zellen dabei, sich zu vergrössern, und schon ist eine Initiale zu einem einkernigen Embryosack angewachsen.

Wenn dagegen ein aus dem ordentlichen Archespor emanierender Embryosack in seinem Wachstum bis zu den zentralen Teilen der Hypostase oder sogar in sie hinein vorgedrungen ist und in diesem Stadium degeneriert, so werden die Zellen an seiner Basis, demnach also Zellen, die der Kategorie 2 angehören, oder über diese hinweg auch chalazale Zellen zu Embryosackinitialen. Fig. 37 zeigt die Degeneration eines vierkernigen, vermutlich ordentlichen Embryosackes. Morphologisch am wenigsten vorgeschritten ist die Degeneration bei dem chalazalen Teil, der für die Nahrungszufuhr die günstigste Lage hat. Offenbar sind nur die rings um diesen Teil gelegenen Zellen imstande, sich zu Embryosackbildnern zu entwickeln, sei es nun, dass dies auf eigene oder topographische (mit der Nahrungszufuhr zusammenhängende) Ursachen zurückzuführen ist. Der Figur nach zu schliessen sind zwei unmittelbar an den degenerierenden E.S. grenzende Zellen angewachsen. In der einen davon hat sich der Kern geteilt.

Oft sind es nicht nur die unmittelbar an das untere Ende eines degenerierenden Embryosacks grenzenden Zellen, die zu »adventiven» Embryosackbildnern aktiviert werden, sondern der Einfluss kann sich auch über die in erster Hand zur Entwicklung stimulierten hinweg bis zu den in den meisten Fällen an diese angrenzenden, aber weiter unten in der Chalaza liegenden Zellen geltend machen. In ein paar Fällen habe ich jedoch chalazale Embryosäcke gefunden, aus deren Lage hervorging, dass sie aus Zellen stammten, die in keinerlei Kontakt mit degenerierenden Embryosäcken standen oder mit Zellen, die von solchen zur Entwicklung stimuliert worden waren. Fig. 39 zeigt einen Embryosack, der ringsum von Chalazazellen normalen Aussehens umgeben war.

Die Frequenz von Samenanlagen, die diese eigentümlichen »adventiven» Entwicklungserscheinungen aufwiesen, war sehr gross. Extranuzellare Embryosäcke fanden sich fast in allen den Samenanlagen vor, die für ihre Entwicklung reif waren, und chalazale, die in ziemlich weit entwickelten Samenanlagen auftreten, gab es sicher zum mindesten in einem Viertel aller der in solchen Stadien befindlichen Samenanlagen.

Alle die erwähnten »adventiven» Zellen wachsen direkt zu diploiden Embryosäcken aus. Dies ist bezüglich der Kategorien 2 und 3 nichts Merkwürdiges. Dagegen sollte man erwarten, dass sich bei den Zellen, die der Kategorie 1 (dem potentiellen Archespor) angehören, Tendenzen für eine Reduktions-

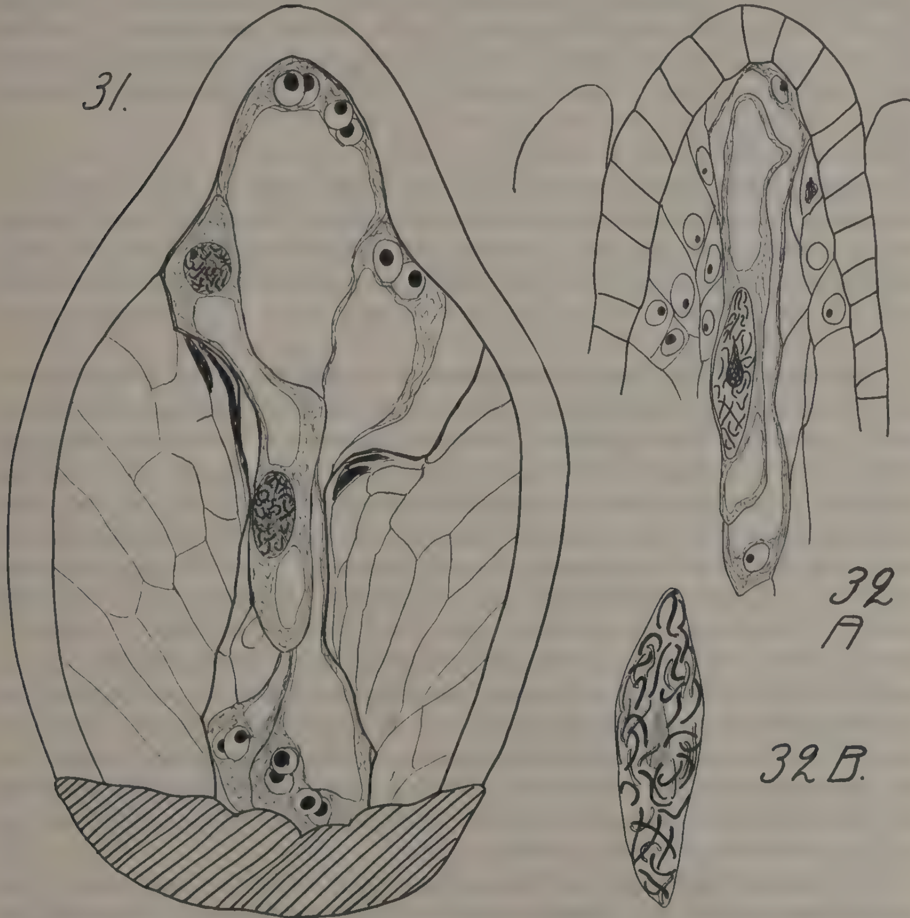


Fig. 31, 32. Auswachsende Embryosäcke bei *Atraphaxis frutescens*. Fig. 31. Ein zweikerniger, diploider, ein vierkerniger und ein achtkerniger Embryosack. Fig. 32 A. Ein einkerniger, diploider und ein zweikerniger Embryosack. Fig. 32 B. Der Kern des einkernigen Embryosackes der Fig. 32 A.

teilung vorfinden, und dass man bei diesen Zellen Kerne mit einem derartigen synapsisähnlichen Aussehen beobachten könnte, wie sie bei den potentiellen Archesporzellen von *Oxyria digyna* (EDMAN 1929 Figg. 7—10 und 13) so gewöhnlich waren. Solche Kerne habe ich nicht ein einziges Mal gefunden. Dies hängt wahrscheinlich damit zusammen, dass das potentielle Archespor bei *Atraphaxis frutescens* weniger archesporial und demnach auch weniger reduktiv betont ist als bei *Oxyria digyna*. Zu dieser Auffassung kommt man auch durch

den Vergleich der archesporialen Verhältnisse bei den beiden Pflanzen — sowohl von dem Stadium vor als auch gleich nach der Ausdifferenzierung des sekundären ordentlichen Archespors aus dem primären Archespor. Der Unterschied zwischen den primären Archesporzellen und den gewöhnlichen Nuzelluszellen hinsichtlich der Dichte des Zytoplasmas sowie der Grösse der Kerne und Nukleolen ist bei *Atraphaxis frutescens* (Fig. 26) weniger augenscheinlich als bei *Oxyria digyna* (EDMAN 1929 Fig. 5 a), und der Grössenunterschied der Kerne und Nukleolen zwischen der ordentlichen E.M.Z. und den angrenzenden, potentiellen Archesporzellen ist bei *Atraphaxis* (Fig. 27) deutlicher als bei *Oxyria* (EDMAN 1929 Fig. 5 b).

Der diploide Prophasenkern in Fig. 32 A und B gehört sicher einem Embryosack aus dem potentiellen Archespor an, aber sein eigentümliches Aussehen ist vermutlich nicht auf eine abnorme Meiosis zurückzuführen, sondern wahrscheinlich nur durch eine zufällige Deformierung verursacht. Ein anderer Embryosack, bei dem die diploide Zahl zu Tage tritt, ist in Fig 31 wiedergegeben.

Die Entwicklung der Embryosäcke. In vereinzelten Fällen entwickelt sich im Nuzellus nur ein Embryosack. Dieser ist da wahrscheinlich aus dem ordentlichen Archespor hervorgegangen. In den allermeisten Fällen entwickeln sich jedoch mehrere. Diese wachsen, was ja natürlich ist, gegen die Mikropyle zu, und ihr Vordringen macht fast den Eindruck eines Wettlaufes, bei dem einer oder ein paar in die enge Ausbuchtung der warzenähnlichen mikropylaren Verlängerung des Nuzellus gelangen (Fig. 33 und 35). Die übrigen nehmen eine mehr oder weniger laterale Lage ein. Bei diesem »Wettlauf» ist es eine sehr häufige Erscheinung, dass das mikropylare Ende eines Embryosackes so schnell wächst, dass der aus der Teilung des primären Embryosackkernes stammende, primäre, mikropylare Kern nicht dazu kommt, seinen Platz im oberen Ende des Embryosackes einzunehmen (Fig. 30); bei seiner weiteren Teilung kommt es daher vor, dass seine Deszendanten eine ganz andere Orientierung erhalten als bei der normalen Entwicklung eines Embryosackes. Natürlich werden da auch die Vakuolen, die infolge dieses raschen Wachstumes entstehen, in von der normalen abweichender Weise orientiert.

Ich glaube feststellen zu können, dass diese Entwicklungsanomalien umso ausgeprägter werden, je weiter von der Mikropyle entfernt und je später eine Embryosackinitiale angelegt wird.

Eine ähnliche Entwicklung gibt CHIARUGI und FRANCINI (1930) für *Ochna serrulata* an, besonders bei den Embryosäcken, die sich in grösserer Entfernung von der mikropylaren Region ausgebildet haben (Fig. 119—123).

Auch die Embryosäcke, die in dem zentralen Teil der Hypostase entstanden sind, können, wenn sich nicht unüberwindliche Hindernisse in den Weg stellen, die Bestrebung haben, zur Mikropyle vorzudringen, und werden, wenn sie ihr Ziel erreichen, ausserordentlich lang.

Fig. 35 zeigt einen derartigen Embryosack, der, da der Platz an der vorhin erwähnten Ausbuchtung schon von zwei anderen Embryosäcken eingenommen

war, aus dem Nuzellus heraus und in den mikropylaren Teil des inneren Integumentes hineingedrungen ist. Einen ähnlichen Ausfluss von hochgradiger Wachstumsenergie bei dem heranwachsenden Embryosack fand LLOYD (1902) bei *Asperula montana,* bei der ein Embryosack, der im übrigen eine normale Entwicklung durchgemacht hatte, aus der Mikropyle herausgewachsen war. Andere gleichartige Fälle sind bei *Salix* (CHAMBERLAIN 1897), *Populus* (GRAF 1921), *Neurada procumbens* (MURBECK 1916) und *Sanguisorba* und *Agrimonia* (A. FISCHER 1880) beobachtet worden.

Wenn diese hypostasialen Zellen — durch die Gegenwart einer Menge anderer nuzellarer Embryosackinitialen oder Embryosäcke — daran verhindert worden sind, gegen die Mikropyle hin zu wachsen, suchen sie sich ihren Weg durch das Zentrum der Hypostase hinunter in die Chalaza, wachsen dort gegen die Peripherie zu an und führen zur Bildung von blasenförmigen Embryosäcken (Figg. 38 und 39).

Auch bei vielen anderen Pflanzen, für welche die Bildung vieler Embryosackinitialen im selben Nuzellus charakteristisch ist (siehe HÅKANSSON 1923), ist eine solche inverse Entwicklung von Embryosäcken beobachtet worden. In erster Linie ist da die vorhin erwähnte *Asperula montana* zu verzeichnen, bei der LLOYD (1902) Embryosäcke gleichzeitig sowohl in der Samenanlage als auch im Funiculus vorfand. Als Abnormität sind Embryosäcke, die in die Chalaza hinunter gewachsen waren, auch bei *Alchemilla pastoralis* (MURBECK 1902), *Erigeron glabellus* (CARANO 1920, 1921), *Cardamine bulbifera* (SCHWARZENBACH 1922) und *Seseli gracile* (HÅKANSSON 1923) gefunden worden.

Die Embryosackinitialen, die bei *Atraphaxis* in der Chalaza entstehen, verhalten sich in gleicher Weise wie die hypostasialen Zellen, die in die Chalaza hinunter wachsen, und sie führen zur Bildung von ebensolchen Embryosäcken wie diese. Dass in diesen Fällen kein Druck von anderen Embryosackbildnern die Ursache für die Richtung des Wachstums und die Ausformung des Embryosackes sein kann, geht aus Fig. 39 hervor, wo der chalazale Embryosack mit keinem anderen Embryosack in Kontakt steht.

Bisweilen kann eine Embryosackinitiale eine solche Lage einnehmen, dass sie weder in der einen, noch in der anderen Richtung zu wachsen imstande ist. Eine solche scheint zwar Kernteilungen durchführen zu können, aber früher oder später wird sie zusammengedrückt und stirbt ab. Fig. 39 zeigt einen derartigen Embryosack (b), der schon achtkernig ist, aber im Begriff steht zu unterliegen.

Der Bau des fertigen Embryosackes. Der normale Embryosack ist im Vergleich zur Länge verhältnismässig breit und hat eine normale Zusammensetzung, aber die Antipodenzellen sind, wie oft bei den Polygonaceen (EDMAN 1919 S. 193), zweikernig. Zur Entscheidung der Frage, ob ein haploider Embryosack das fertige Stadium erreichen kann, müssten die eventuell haploiden Teilungen, die in diesem Falle zur Bildung dieser Antipodenkernpaare führen würden, ausschlaggebend sein. Solche Teilungen habe ich indessen nicht gesehen.

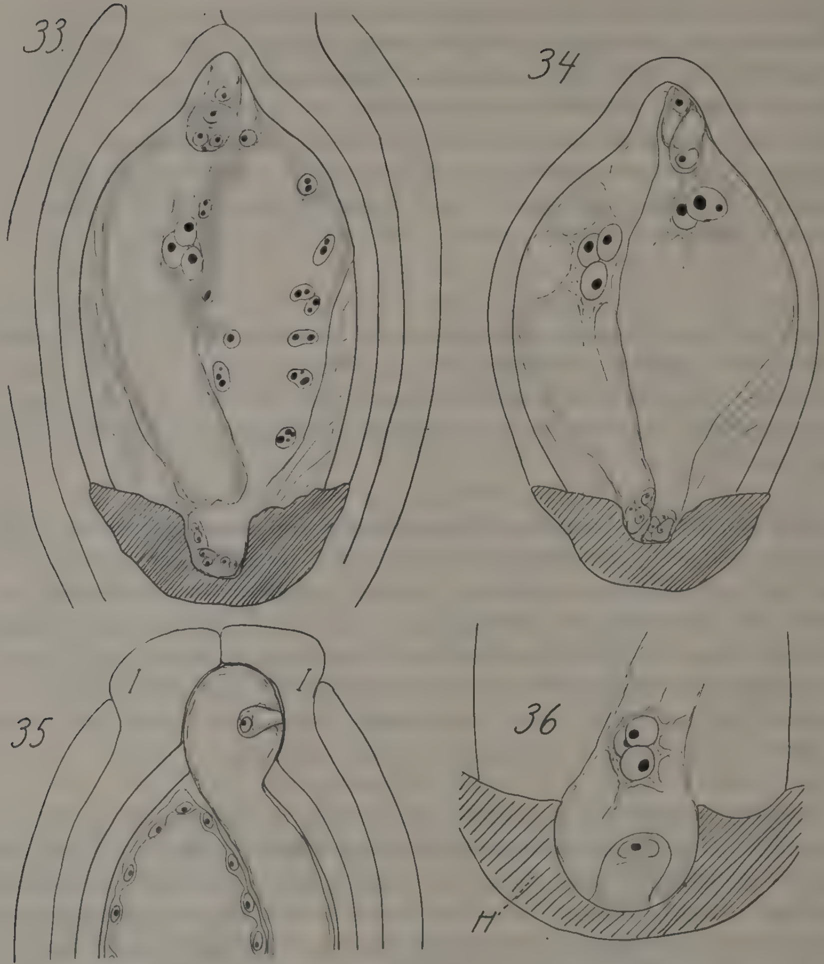


Fig. 33—36. Anomale nuzellare Embryosäcke bei *Atraphaxis frutescens*. Die E.S. der Fig. 33, 34 und 36 enthalten alle Elemente, die ich beobachtet hatte. Der mikropylare Teil des rechten E.S. der Fig. 35 enthielt nur eine als Ei ausgebildete Zelle.
H = Hypostase, I = innere Integumente.

Auch wenn mehrere Embryosäcke in ein und demselben Nuzellus vorkommen, so haben sie oft die erwähnte Organisation, aber aus Platzmangel haben sie da eine andere, häufig sehr langgestreckte, aber bisweilen auch äusserst unregelmässige Form.

Meist ist jedoch die Organisation des Embryosackes eine andere als die normale, sowohl hinsichtlich der Anzahl der Kerne und Zellen, als auch bezüglich der Morphologie und Topographie dieser Elemente.

Die Anzahl der Kerne. Das Bemerkenswerteste in diesen Organisationsabweichungen ist der Umstand, dass die Anzahl der Kerne höchst reduziert sein und zu einer Anzahl herabsinken kann, die bisher bei keinem »fertigen» Em-

bryosack wahrgenommen worden ist. (Ich mache indessen auf den Embryosack bei *Dicraea elongata* aufmerksam, wie seine Entwicklung von MAGNUS, 1913, beschrieben und seine Natur von PALM, 1915, und DAHLGREN, 1915, gedeutet worden ist.)

Bei apomeiotischen Pflanzen sind so gut wie ausschliesslich 8-kernige Embryosäcke wahrgenommen worden. Über diesen Umstand sagt SCHNARF (1929 S. 464) — nachdem er darauf hingewiesen hat, dass bei den parthenogenetischen Pflanzen eine Tendenz vorliegt, den Entwicklungsgang von der Embryosackmutterzelle bis zu dem fertigen Gametophyten abzukürzen — »die drei Teilungsschritte, die zur Embryosackbildung führen, werden dagegen bei den parthenogenetischen Pflanzen mit viel grösserer Zähigkeit festgehalten und es werden Eiapparat, Polkerne und Antipoden ausgebildet, obwohl ein Teil dieser Differenzierungen an Bedeutung eingebüsst hat».

Gemäss früherer Wahrnehmungen war es nur *Elatostema acuminatum* (TREUB 1906, STRASBURGER 1910), bei dem eine andere als die 8-Zahl gefunden worden war. Bei dieser Pflanze enthält der Embryosack meist 4 mehr oder weniger eigentümlich angeordnete Kerne. Kürzlich haben CHIARUGI und FRANCINI (1930 S. 193) bei *Ochna serrulata* ausser Embryosäcken mit der normalen Kernanzahl auch solche mit 7, 6 und 5 Kernen gefunden.

Bei *Atraphaxis frutescens* ist eine derartige Reduktion der Kernanzahl sehr gewöhnlich (Fig. 34 mit 6, Fig. 33 mit 4 Kernen), ja die Anzahl kann sogar bis auf 2 sinken (Fig. 38). Freilich kommen ausserordentlich komplizierte Verschmelzungen von Embryosackkernen vor (siehe Figg. 39 und 40), aber der chalazale Embryosack in Fig. 38 hat zweifellos nie mehr als zwei Kerne enthalten; der eine ist zum Eikern, der andere zum Zentralkern geworden. Dasselbe kann man auch von dem chalazalen Embryosack in Fig. 42 A sagen, obwohl in diesem Falle ein mehrzelliger Embryo aus der Eizelle entstanden ist.

Diese 2-kernigen Embryosäcke könnten — morphologisch gesehen — ein bemerkenswertes Endglied in der Verbindungskette ausmachen, die ERNST (1918 S. 473) sich zwischen der Aposporie und Nuzellarembryonie denkt, wenn er sagt, dass diese letztere Erscheinung »ein Endstadium der Aposporie» ist. »Statt einen aposporen Embryosack zu erzeugen», setzt ERNST fort, »wird die zur Entwicklung gebrachte extrasaccale Zelle gerade zur Eizelle oder zur Initialzelle eines vegetativen Keimes.» Die Erfahrung hat indessen bisher gelehrt, dass, wenn eine Nuzelluszelle sich direkt zum Embryo entwickelt, dies doch immer in nahem Anschluss an einen aus einer anderen Initialzelle gebildeten Embryosack geschieht. Es macht den Eindruck, als ob die Ausformung eines wirklichen Embryos nur durch das Zusammenwirken zweier verschiedener Komponenten stattfinden könne, von denen die eine immer eine Zentralzelle in einem Embryosack ist, sei es nun, man wolle sich dies aus dem Vorhandensein von embryobildenden Enzymen in der Zentralzelle erklären oder nicht (JUEL 1906 und ROSENBERG 1930 S. 44). Der 2-kernige Embryosack, wie er bei *Atraphaxis* nach Figg. 38 und 42 A ausgeformt ist, würde demnach der einfachst mögliche mit beibehaltener Selbständigkeit sein. So lange die aktive Zelle, die Gametophyteninitiale, zur Bildung eines, wenn auch nur 2-kernigen Embryosackes

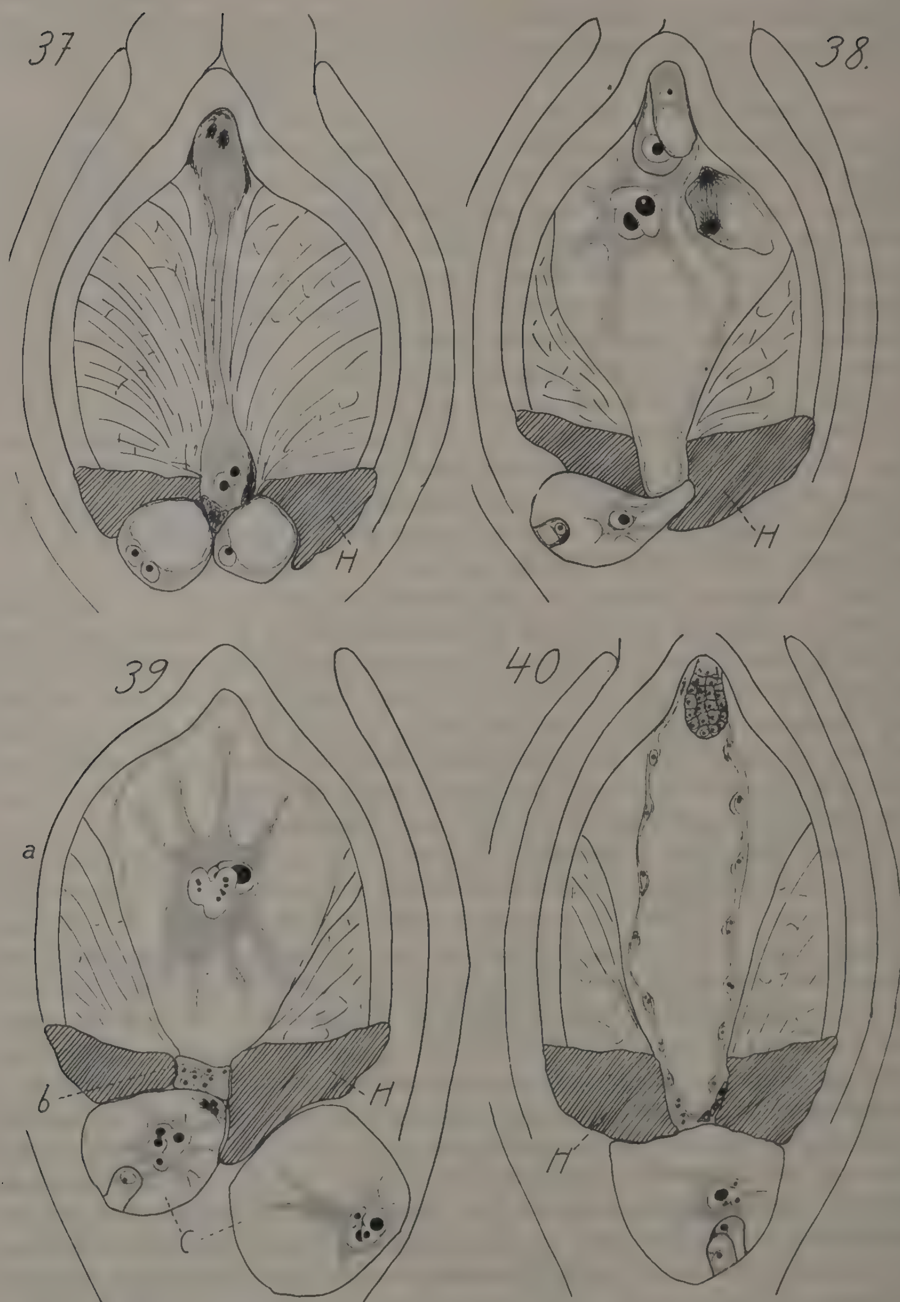


Fig. 37—40. Anomale, vor allem chalazale, Embryosäcke bei *Atraphaxis frutescens*. H = Hypostase. Die respekt. Embryosäcke enthalten alle Elemente, die ich beobachtet hatte.

führt, kann innerhalb derselben die erwähnte Wechselwirkung bestehen; sowie diese Initiale aufhört Embryosäcke zu bilden, verliert sie auch ihren relativ autonomen Charakter.

Es scheint ein Zusammenhang zu bestehen zwischen dem Zeitpunkt für den Beginn der Entwicklung der apomeiotischen Embryosackinitiale und der Kernanzahl in dem aus der betreffenden Initiale entstandenen, fertigen Embryosacke. Da die Embryosäcke offenbar in einem ziemlich bestimmten Entwicklungsstadium der Samenanlage fertiggestellt werden, hat dies zur Folge, dass dem Embryosack umso kürzere Zeit zur Verfügung steht sich voll zu entwickeln, je später die Embryosackinitiale mit ihrer Entwicklung einsetzt; die volle Anzahl von Kernen wird deshalb oft nicht erreicht, aber die zur Verfügung stehenden Kerne werden, auch wenn ihre Zahl nicht 8 ist, zu solchen Elementen ausgebildet, die den fertigen Embryosack auszeichnen. Ich habe darauf hingewiesen, dass die chalazalen Embryosackinitialen später als die Nuzellusinitialen in Funktion treten. Dies ist die Ursache dafür, dass die niedrigsten Kernzahlen in den chalazalen Embryosäcken zu finden sind (Fig. 38, 42).

Die Morphologie der anomalen Embryosäcke. Die einem Embryosack zur Verfügung stehenden Kerne werden im allgemeinen zu Eiapparat, Zentralzelle (mit Zentralkern oder Polkernen) und Antipodenapparat ausgebildet. Die Zusammensetzung und Anordnung dieser Teile kann jedoch höchst verschiedenartig und unregelmässig sein.

Der Erste, der Unregelmässigkeiten in der Zusammensetzung des Embryosackes bei apomeiotischen Pflanzen feststellte, war MURBECK (1902) und zwar bei *Alchemilla,* und er nahm an, »dass die Spezialisierung besonders der intrasaccalen Elemente bei den Samenanlagen der parthenogenetischen Alchemillen weniger streng durchgeführt ist«. Die von MURBECK gefundenen Abweichungen bestanden darin, dass die Anzahl der Polkerne, gewöhnlich auf Kosten der Antipoden, in selteneren Fällen auch des Eiapparates, vermehrt war. Später sind ähnliche Unregelmässigkeiten z.B. auch bei *Burmannia coelestis* (ERNST und BERNARD 1912), *Atamasco texana* (PACE 1913) und *Ochna serrulata* (CHIARUGI und FRANCINI 1930) gefunden worden. Die zwei letzten Pflanzen und vor allem *Ochna serrulata* wiesen ausserdem eine Menge Abweichungen hinsichtlich der Zusammensetzung und Placierung des Eiapparates auf.

Einige der anomalen Organisationen des 8-kernigen Embryosackes dieser *Ochna* sind in der Tabelle I (S. 34) zusammengestellt. In dieser Tabelle gibt jede horizontale Reihe die Organisation eines Embryosackes an und von den vertikalen Reihen bedeutet die mit Fig bezeichnete die entsprechende Figur der erwähnten Arbeit, E die Anzahl der Eizellen, S die der Synergiden, Z die der Kerne der Zentralzelle und A die der Antipoden.

Die Anomalien, welche ich bei *Atraphaxis frutescens* wahrgenommen habe, sind auch nahezu von jeder denkbaren Art.

Die Zentralzelle, d.h. der Rest des Embryosackes, nachdem die Eiapparat- und Antipodenkerne Zellen gebildet haben, fehlt nie. Normalerweise soll ja

Tabelle I.

Fig	E	S	Z	A
171	0	0	7	1
172	3	2	2	1
173	1	2	3	2
174	1	1	3	3
175	1	1	5	1
176	1	2	4	1
177	1	0	4	3
178	1	1	4	2
181	1	0	6	1
182	0	0	8	0
183	3	0	3	2
185	2	1	3	2
186	2	1	2	3
187	3	0	2	3
193	2	1	2	3

diese Zelle zwei Kerne (die Polkerne) oder ihr Verschmelzungsprodukt (den Zentralkern, den sekundären Embryosackkern oder den primären Endospermkern) enthalten, aber sehr häufig ist ihre Kernanzahl grösser als zwei. Diese Vermehrung der Kernanzahl kann entweder auf Kosten des Eiapparates, des Antipodenapparates oder beider dieser Apparate vor sich gehen und oft so, dass der eine oder der andere Apparat oder beide ganz im Embryosack fehlen. In dieser Beziehung habe ich folgende Fälle beobachtet.

1. Der Eiapparat fehlt ganz, aber der Antipodenapparat ist vorhanden. Der linke Embryosack in Fig. 34 enthält einen normalen Antipodenapparat und ausserdem an dem Platz des Zentralkernes drei Kerne. Diese Anordnung ist wahrscheinlich darauf zurückzuführen, dass infolge einer Förderung des chalazalen Endes des Embryosackes der chalazale Tochterkern des primären Embryosackkernes vier Kerne gegeben hat, der primäre mikropylare Kern dagegen nur zwei, und dass diese beiden mikropylaren Kerne infolge des früher erwähnten schnellen Wachstums des Embryosackes noch nicht ihre normale Lage einnehmen konnten. Es hat dann in diesen Kernen keine weitere Teilung stattfinden können, ehe der Zeitpunkt für die Umwandlung der Kerne in die entsprechenden Embryosackelemente gekommen war, und die zwei Kerne haben sich auch nicht in Eiapparatelemente umbilden können, da sie für diese Umwandlung nicht die erforderliche Lage hatten. Die von dem primären chalazalen Kern erzeugten vier Kerne haben zur Bildung dreier Antipodenzellen sowie eines Polkernes geführt, der zu den zwei mikropylaren Kernen gewandert ist. Das Ausfallen der zweiten Teilung des primären mikropylaren Kernes muss nicht das Ausbleiben der Eiapparatbildung verursacht haben; dass geht daraus hervor,

dass ein Eiapparat in anderen Embryosäcken mit nur einmal geteilten, ja sogar mit ungeteilten primären Mikropylarkernen gebildet werden kann.

2. Der Antipodenapparat fehlt — seltener in den nuzellaren (Fig. 33), dagegen häufiger oder vielleicht meist in den chalazalen Embryosäcken (Fig. 38 und 40).

In morphologischer Hinsicht kann man sagen, dass der Antipodenapparat in den Fällen fehlt, wo sein Platz von einer Zellenanordnung eingenommen worden ist, die den Eindruck eines Eiapparates macht (Fig. 36).

3. Sowohl Ei- als auch Antipodenapparat fehlen. In Fig. 39a sind die Descendanten des primären Embryosackkernes ungefähr in der Mitte des anwachsenden Embryosackes liegen geblieben, und infolge der topographischen Verhältnisse hat sich deshalb weder der Ei- noch der Antipodenapparat ausbilden können. Aus der Figur geht auch hervor, dass Verschmelzungen zwischen diesen Kernen stattfinden. Sowohl der Antipoden- als auch der Eiapparat fehlen auch in dem einen chalazalen Embryosack in Fig. 39.

Auch bei normaler Zusammensetzung der Zentralzelle können die Ei- und Antipodenapparate infolge der Reduktion der Kernteilungen eine herabgesetzte Anzahl von Zellen enthalten.

Besondere Aufmerksamkeit verdient die Zusammensetzung des Eiapparates, wenn ein solcher vorhanden ist. Ich habe ihn in anomalen Fällen aus

1. drei Zellen, von denen zwei eizellartig waren,
2. zwei Zellen, von denen eine eizellartig war (Fig. 34, 40),
3. zwei Zellen, beide eizellartig,
4. einer eiähnlichen Zelle (Fig. 33, 38, 39)

bestehend gefunden.

Die Polkerne können entweder miteinander verschmelzen, oder nicht. Wenigstens habe ich sie oft noch unverschmolzen in einem so späten Stadium gefunden, dass mehrzellige Embryonen vorhanden waren. Ich habe indessen nicht entscheiden können, ob sie in letzterem Falle Endosperm zu bilden imstande sind.

Die geschilderten Typen von Embryosäcken sind eine wirkliche Musterkarte von Anomalien, und *Atraphaxis frutescens* ist ein neues Beispiel für die Tatsache, dass apomeiotische Pflanzen »eine ganz auffallende Neigung zeigen, die Unterschiede zwischen den Elementen des Embryosackes zu unterdrücken und von der normalen Ausbildung desselben abzuweichen» (SCHNARF 1929 S. 463).

Die Entwicklung der Elemente in dem fertigen Embryosack. Embryo. Da ich wahrgenommen habe, dass Pollenschläuche in Synergiden eingedrungen sind und dort auch Spermakerne ergossen haben, so ist es nicht unmöglich, dass eine Befruchtung (nicht nur zwischen zwei haploiden, sondern auch zwischen einem haploiden und einem diploiden, sowie auch zwischen zwei diploiden Gameten) vorkommt. Ich will in diesem Zusammenhang darauf hinweisen, dass die von mir untersuchte Wurzelspitze von *Atraphaxis frutescens* aus Darmstadt ein doppelt so grosses 2 x hatte als mein *Atraphaxis frutescens* aus Lund.

Es kommt indessen auch apomiktische Embryobildung vor. Die Voraussetzungen dafür sind ja vorhanden, da wenigstens einige der fertigen Embryo-

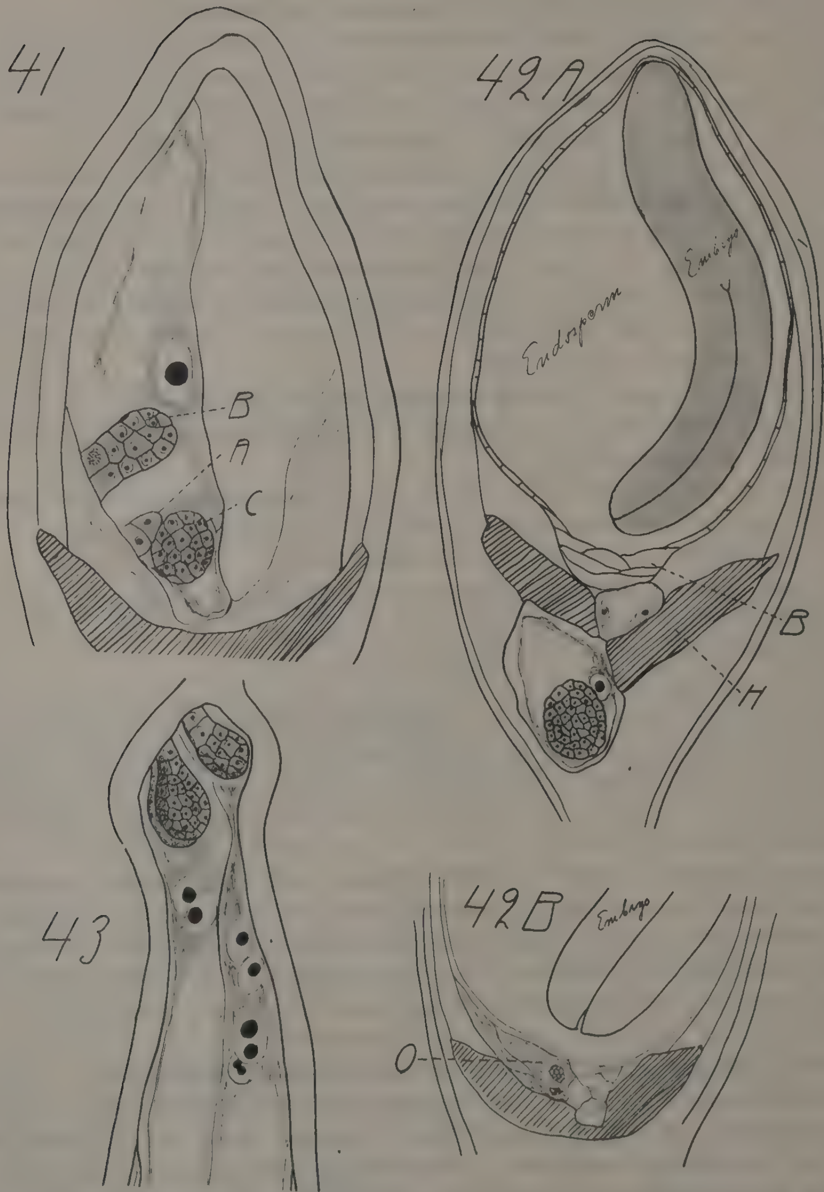


Fig. 41—43. Embryobildung bei *Atraphaxis frutescens*. Fig. 41. Embryosack mit drei Embryonen. Fig. 42 A. Embryo und Endosperm mit Basalapparat (B). Ein chalazaler Embryosack mit Embryo und Endosperm. H = Hypostase. Fig. 42 B. Dieselbe Frucht wie in Fig. 42 A. O = obliterierter Embryosack mit einem Embryo. Fig. 43. Der rechte Embryosack enthält einen, der linke zwei Embryonen.

säcke diploid sind. Ich habe keine Kastrierungsversuche gemacht. Dass apomiktische Embryoentwicklung jedoch wirklich stattfindet, geht meiner Meinung nach daraus hervor,

dass sich mehrere Embryonen innerhalb derselben Samenanlage (Fig. 41, 42, 43 und 45), ja sogar innerhalb desselben Embryosackes (Fig. 41, 43) bilden können,

dass zwischen den entstandenen Embryonen und der Mikropyle ein beträchtlicher Abstand bestehen kann (Fig. 41, aber vor allem Fig. 42 A), und dass ich nie Pollenschläuche weiter, als bis an die mikropylare Spitze des Nuzellus habe vordringen sehen,

dass die Endospermbildung ausserordentlich unregelmässig vor sich geht (Fig. 33) oder ganz ausbleiben kann (Fig. 44).

Das Vorkommen von mehreren Embryonen in derselben Samenanlage könnte Polyembryonie mit sich führen. Bisweilen stammen diese Embryonen von verschiedenen Embryosäcken her, wie in Fig. 42 A und B, wo ein fast fertiger Embryo mit einem fast fertigen Endosperm einen Embryosack mit einem mehrzelligen Embryo verdrängt hat (Fig. 47 B), und wo ausserdem die Chalaza einen Embryosack mit einem mehrzelligen Embryo enthält (Fig. 47 A). In diesem Falle dürfte eine unechte Polyembryonie (nach ERNSTs Terminologie 1901 und 1918) die Folge sein. Hie und da bilden sich mehrere Embryonen in ein und demselben Embryosack, wie in Fig. 41 und 43. Da nichts darauf hindeutet, dass in diesen Fällen die überzähligen Embryonen aus extrasaccalen Zellen entstanden sind, so dürfte hier ERNST's echte Polyembryonie vorliegen. Bisweilen können die beiden Erscheinungen kombiniert auftreten, wie z.B. in Fig. 43, wo der rechte Embryosack einen Embryo und der linke zwei Embryonen enthält.

Die beiden letztgenannten Embryonen haben sich augenscheinlich aus zwei Zellen in einem Eiapparat gebildet, von denen die eine eine Synergide gewesen sein muss. Der überzählige Embryo kann durch Befruchtung einer Synergide entstanden sein, was ja keine besonders ungewöhnliche Erscheinung ist, und die ausgebliebene Endospermbildung würde in diesem Fall darauf zurückzuführen sein, aber das Vorkommen eines Embryos auch in dem anderen Embryosack und die gleichzeitige Inhibierung oder beträchtliche Verzögerung der Endospermbildung auch in diesem spricht meiner Meinung nach mehr dafür, dass alle drei Embryonen apomiktisch entstanden sind.

Bei dem Auftreten von überzähligen Embryonen innerhalb ein und desselben Embryosackes liegt auch der Verdacht nahe, dass sie von extrasaccalen Nuzelluszellen gebildet worden sind, die sich in den Embryosack hineingeschoben und dort zu mehr oder weniger typischen Embryonen entwickelt haben. Von diesen Nuzellusembryonen sagt z.B. SCHNARF (1929 S. 469): »Bei aller Ähnlichkeit mit einem Ei-Embryo kann der Adventivspross als solcher erkannt werden, oft durch die Lage, öfter auch durch eine Zellteilungsfolge, die mit der eines normalen Embryos nicht identisch ist. Ein häufig in vorgeschrittenen Stadien zu beobachtender Unterschied besteht darin, dass den Adventivembryonen ein Suspensor fehlt.»

Die Embryonen in dem linken Embryosack in Fig. 43 haben beide dasselbe Aussehen wie normale Polygonaceen-Embryonen mit ziemlich kurzem Suspensor, das ausserdem schmal ist und nur periklin gestellte Zellwände hat. Bei keinem dieser Embryonen braucht man daher eine nuzellare Herkunft zu vermuten. Anders gestalten sich die Verhältnisse bei den Embryonen in dem Embryosack der Fig. 41. Der Embryo A ist nur 2-zellig und die Lage der Vakuole deutet möglicherweise darauf hin, dass er aus einer eiähnlichen Zelle entstanden ist. Der Embryo B hat eine ziemlich breite Ansatzstelle in der Embryosackwand, und in dem breiten Suspensor haben auch antikline Zellteilungen stattgefunden. Bei dem Embryo C sind in dem basalen Teil (dem Suspensor) so zahlreiche sowohl anti- als auch perikline Teilungen durchgeführt worden, dass man bei diesem Embryo nicht von einem Suspensor sprechen kann. Ähnlich verhält sich auch der Embryo in dem chalazalen Embryosack der Fig. 42 A.

Die früher erwähnten Merkmale der Nuzellarembryonen würden demnach erkennen lassen, dass die in Fig. 41 und 42 abgebildeten Embryonen von nuzellarer Herkunft sind. Das Auftreten solcher im Zusammenhang mit apomeiotisch gebildeten Embryosäcken ist oft erwiesen worden. Ich habe jedoch nicht die geringsten Anzeichen dafür vorgefunden, dass ein Zusammenhang zwischen dem Nuzellusgewebe und derartigen überzähligen oder auffallend geformten oder placierten Embryonen vorliegt und auch nicht gesehen, dass die umgebenden Nuzelluszellen Anstalten machten, in einen Embryosack hineinzuwachsen.

Bezüglich des chalazalen Embryos der Figur 42 A und der Möglichkeit, dass er extrasaccalen Ursprunges ist, sagt SCHNARF (1929 S. 469) betreffs der Entstehung von Adventivembryonen aus der Chalaza, dass sie »bis jetzt nicht bekannt geworden und aus verschiedenen Gründen unwahrscheinlich ist». Welche diese Gründe sind, erwähnt er nicht.

Embryosackembryonen mit breitem Suspensor oder ohne solches sind keine Seltenheit. Oft z.B. bei vielen Polykarpiceen (COOK 1906, MANEVAL 1914) und Mimosaceen (GUIGNARD 1881) treten auch in der nach der Teilung der Eizelle entstandenen basalen (Suspensor-)Zelle sowohl antikline als auch perikline Teilungen auf, und dadurch wird allmählich ein mehr oder weniger kugelförmiger Embryo ohne deutliches Suspensor gebildet. Ja, STENAR (1925) beobachtete bei *Tilia platyphylla* sowohl breite Embryonen ohne deutlich abgegrenztes Suspensor, als auch langgestreckte Embryonen mit Suspensor.

Die Verschiedenheit der *Atraphaxis*-Embryonen in Figg. 41 und 43 dürfte vor allem auf die verschiedenartigen Raumverhältnisse, aber möglicherweise auch auf ungleichartige Nahrungszufuhr zurückzuführen sein.

Die anomale Placierung dieser Embryonen steht im Zusammenhang mit der anomalen Placierung der Embryoinitialen: Der Fall in Fig. 42 A ist aus einem Embryosack ungefähr entsprechend Fig. 38 entstanden und Fig. 41 aus Fig. 36.

Atraphaxis frutescens ist ein neues Beispiel dafür, dass in apomeiotischen Embryosäcken, wo die Differenzierung der Elemente nicht streng durchgeführt ist, auch andere Elemente als die Zelle, die in normalen Fällen als Eizelle ausgebildet ist, eizellähnlich oder wenigstens zu Embryobildnern werden können.

Polyembryonie. In allen den Fällen, wo ich die Verhältnisse in fertigen Samen beobachten konnte, haben diese nur je einen Embryo von solcher Beschaffenheit enthalten, dass er imstande gewesen sein dürfte zu keimen. Diese Embryonen befanden sich in dem nuzellaren Teil des Samens. Oft habe ich indessen an der Basis dieser Embryonen und des Endosperms diesseits der Hypostase andere mehr oder weniger obliterierte Embryonen gefunden. Wenn sich hingegen ein solcher auf der chalazalen Seite der Hypostase entwickelte, so ist es ja möglich, dass er vermeiden könnte zusammengedrückt zu werden. Der einzig hierher gehörende Fall, den ich gesehen habe, ist eben der in Fig. 42 A wiedergegebene. Dieser chalazale Embryo dürfte jedoch zu unentwickelt sein, als dass er sich — wenn er bis dorthin lebt — bei der Keimung geltend machen könnte.

Endosperm. Die Endospermbildung habe ich nur ganz unbedeutend verfolgen können. Ich war demnach noch nicht imstande zu entscheiden, ob sie auch ohne Verschmelzung der Polkerne stattfindet. Sehr häufig habe ich Samen gefunden, die verschrumpft waren. Diese haben einen bis mehrere Embryonen enthalten (Fig. 44 und 45), aber kein Endosperm. Statt dessen sind die beiden Polkerne oft unverschmolzen unmittelbar unterhalb des vielzelligen Embryos gelegen (Fig. 44).

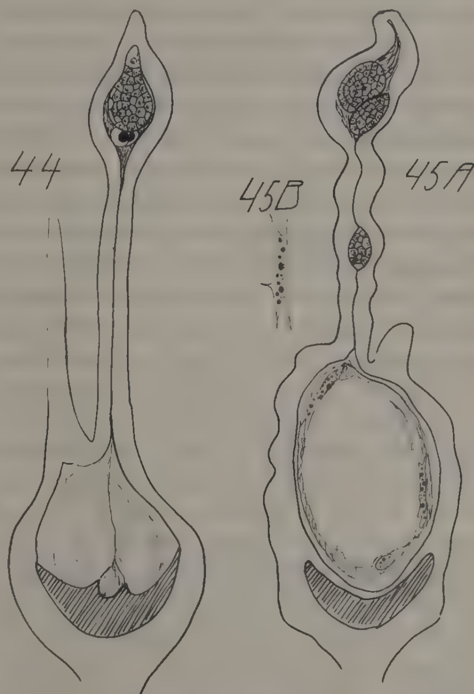


Fig. 44, 45. Geschrumpfte, aber Embryonen enthaltende Samen von *Atraphaxis frutescens*. Fig. 44. Die Polkerne sind unverschmolzen. Fig. 45 A. Drei Embryonen. Im Endosperm eigenartige Kerne. Fig. 45 B. Ein solcher Kern.

Dennoch wird häufig Endosperm gebildet. Auffallend ist die Ungleichzeitigkeit, die meist zwischen dem Beginn der Embryo- und der Endospermbildung herrscht. In Fig. 33 enthält der rechte Embroysack schon eine Menge Endospermkerne, während die Eizelle noch ungeteilt ist.

Wenn das Endosperm fertig gebildet wird, geschieht dies in gleicher Weise wie bei den meisten anderen Polygonaceen (Edman 1929 S. 200), also nuklear und einseitig-peripher unter Abgrenzung eines Basalapparates, der späterhin in mehrkernige Zellen aufgeteilt wird (siehe Fig. 42 A).

Terminologie.

Ich will die Gelegenheit ergreifen, in diesem Zusammenhang wieder (EDMAN 1929 S. 209) auf die schwer zu lösende Frage über die Terminologie der anomalen Erscheinungen bei den Embryophyten zurückzukommen, wo, trotzdem ein Generationswechsel vorhanden ist, kein Kernphasenwechsel stattfindet, d.h., wo die beiden Grenzprozesse, die normalerweise zwischen den beiden Generationen vor sich gehen (Reduktionsteilung zwischen Sporophyt und Gametophyt, Kopulation zwischen Gametophyt und Sporophyt) nicht mehr zustande kommen.

Die Uneinigkeit hinsichtlich der Terminologie für diese Erscheinungen kommt grösstenteils daher, dass manche Forscher mehr die morphologischen Vorgänge berücksichtigen, während andere eine physiologische Grundlage bevorzugen, die jedoch durch mehr oder weniger wahrscheinliche Theorien gestützt werden muss. Wir wissen indessen so verschwindend wenig über die Kette von Ursachen, die schliesslich diese anomalen Generationswechselverhältnisse herbeiführen und über den physiologischen Wert derselben; dagegen sind die morphologischen Vorgänge selbst recht gut erforscht. Meiner Ansicht nach ist es deshalb am richtigsten, wenigstens vorläufig die diesbezügliche Terminologie auf unsere Kenntnisse über die morphologischen Verhältnisse zu stützen.

Wenn vorläufig auch einem Teil der Elemente des Angiospermembryosackes eine rein somatische Natur zugeschrieben wird, so besteht doch bei allen Embryophyten sowohl der Sporophyt, als auch der Gametophyt aus sowohl generativen, als auch vegetativen Zellen. Bei den sowohl generations- als auch kernphasenwechselnden Repräsentanten vollziehen sich die Übergänge von der einen Generation zur anderen nur im generativen Gewebe (der Übergang vom Sporophyten zum Gametophyten bei der Reduktionsteilung der sporogenen Zellen, der Übergang vom Gametophyten zum Sporophyten bei der Kopulation der Gameten), bei den generations-, aber nicht kernphasenwechselnden Repräsentanten dagegen entweder im generativen oder im somatischen Gewebe, d.h. die Gametophyteninitiale kann bei manchen Pflanzen im sporogenen, bei anderen im nichtsporogenen, sporophytischen Gewebe entstehen, und die Sporophyteninitiale kann bei manchen Pflanzen ein Gamet, bei anderen eine andere gametophytische Zelle sein.

Es war erstrebenswert, einen besonderen gemeinsamen Terminus für jeden der zwei nicht kernphasenwechselnden Grenzübergänge (Sporophyt zu Gametophyt Gametophyt zu Sporophyt) einzuführen, unabhängig davon, ob die betreffende Übergangszelle generativer oder somatischer Natur war. Es war besonders deshalb wünschenswert, weil Fälle vorkommen, wo es zweifelhaft sein kann, welcher Natur die betreffende Übergangszelle sei. Schon früh bediente man sich gemeinsamer Ausdrücke für den Übergang Gametophyt-Sporophyt (siehe weiter unten), dagegen fehlte lange ein solcher für den Übergang Sporophyt-Gametophyt, bis CHIARUGI (1926) den Ausdruck Aposporie (aposporia) vorschlug.

CHIARUGI ist der Ansicht, dass einer Gametophyteninitiale, bei deren Bildung keine Reduktionsteilung stattgefunden hat, jederlei Sporennatur abzuerkennen

sei, auch wenn sie in einem unverkennbar sporogenen Gewebe entstanden ist. Aus diesem Grunde schlägt er vor, alle die Fälle, wo der Übergang Sporophyt-Gametophyt ohne Reduktion vor sich geht, als Aposporie zu bezeichnen, und die Spezialfälle, wo die Gametophyteninitialen von archesporialer Herkunft sind, generative Aposporie (aposporia goniale), wo sie von extraarchesporialer Herkunft sind, somatische Aposporie (aposporia somatica) zu benennen.

1929 schlug ich (EDMAN 1929 S. 210) als gemeinsamen Terminus den von RENNER (1916) angewandten Ausdruck Apomeiosis vor, und ich beantragte auch die apomeiotischen Fälle in Pseudaposporie und Euaposporie einzuteilen; der Ausdruck Pseudaposporie ist für die von STRASBURGER (1907) beschriebene Entwicklung bei *Marsilia Drummondii* verwendet worden.

In seiner kürzlich erschienenen Arbeit über »Apogamie und Parthenogenesis bei Pflanzen» hegt ROSENBERG (1930) gewisse Bedenken gegenüber CHIARUGIS Auffassung in der Sporenfrage, wenn er sagt (1930, S. 4): »Nach der Terminologie CHIARUGIS sollte also ein Fall wie die Makrosporen-Bildung bei *Marsilia Drummondii* der Aposporie zugerechnet werden, weil die Reduktionsteilung unterbleibt.» Man könnte indessen doch den Eindruck bekommen, er acceptiere gewissermassen CHIARUGIS Terminologie mit den Worten: »In der folgenden Darstellung wird Aposporie kurz als Gametophytenbildung aus einer somatischen (haploiden und diploiden) Zelle des Sporophyten genannt. Will man auch die diploide Embryosackbildung aus einer Sporenmutterzelle, wie bei *Antennaria alpina*, der Aposporie zurechnen, so könnte man dies mit dem Terminus generative Aposporie tun und die zuerst genannte Erscheinung als somatische Aposporie bezeichnen.»

Wenn der für die betreffende Erscheinung erforderliche gemeinsame Terminus, sowie die Ausdrücke für ihre beiden Spezialfälle die Bedingungen erfüllen sollen, teils so kurz als möglich zu sein, womöglich ein Wort, teils so viel als möglich den faktischen Verlauf der Erscheinung wiederzugeben, teils so unabhängig als möglich von anderen mehr oder weniger willkürlichen oder subjektiv betonten Definitionen anderer mit ihr zusammenhängender Erscheinungen zu sein, ist meiner Meinung nach von den beiden Ausdrücken Aposporie und Apomeiosis der letztere vorzuziehen.

Ohne mich hier auf eine Diskussion darüber einzulassen, was zum Archespor zu rechnen sei und was nicht (siehe EDMAN 1929 S. 184 und unten S. 47), will ich hervorheben, dass ja kein Anlass vorliegt, eine Meiosis mit Sporenbildung in den unverkennbar extraarchesporialen Geweben des Sporophyten zu erwarten, bei den Angiospermen demnach in den Teilen der Samenanlage, die während der Phylogenese garnicht archesporial waren oder schon vor so langer Zeit (siehe z.B. BENSONS Deutung der Integumente, 1904) definitiv aufgehört haben von archesporialer Natur zu sein, dass sie derzeit als rein somatisch betrachtet werden. An solchen Stellen entstandene Gametophyten sind wirklich apospor. In diesen Fällen hat »die Bildung von Gametophyten unter Umgehung der Sporenbildung» (ERNST 1918 S. 596 a) stattgefunden. Die Initialzelle für einen solchen aposporisch gebildeten Gametophyten ist nur analog (nicht homolog) einer Spore.

Anders gestalten sich die Verhältnisse bei der Entwicklung, wo diese Initialzelle sich in einem Gewebe bildet, das infolge seiner Topographie, Morphologie und Ähnlichkeit mit dem sporogenen Gewebe bei nahestehenden kernphasenwechselnden Typen als sporogen betrachtet werden muss. Auch wenn die Zellen, die in diesem Falle den Gametophyten bilden, mit den Sporen der meiotischen Pflanzen nicht völlig gleichwertig sind, so haben sie sich doch auf demselben Platz und aus einem gleichartigen Gewebe wie diese entwickelt.

Abgesehen davon, dass die Reduktionserscheinungen bei den Angiospermenembryosäcken in der Reihe Normaltypus—*Scilla*-Typus—*Lilium*-Typus darauf hinweisen, dass die Wandbildung bei der Meiosis relativ unwichtig ist, dass jedes Stadium in der Entwicklungsreihe von der Sporenmutterzelle bis zur Tetradenzelle zur Gametophyteninitiale werden kann, und dass der Sporenbegriff wenigstens bei diesen Pflanzen schwebend ist, wollte ich folgendes hervorheben.

Wenn bei *Marsilia Drummondii* die Entwicklung so ist, wie STRASBURGER (1907) sie deutet, so kann auch Apomeiosis ebenso wie Meiosis mit Tetradenteilung verbunden sein. Jedenfalls zeigt die von mehreren Autoren (JUEL 1904, 1906, ROSENBERG 1906, 1908, SCHKORBATOW 1912, OSAWA 1913, SEARS 1917, 1922) wahrgenommene Entstehung von Dyadenzellen bei dem *Taraxacum*-Typus, dass Zellteilung stattfinden kann. Diese Dyaden-Zellen dürften in der Weise (ROSENBERG 1926—27, 1930) entstehen, dass in dem E.M.Z.-Kern eine Art Reduktionsteilung stattfindet, aber wegen des Ersatzes der heterotypischen Teilung durch eine semiheterotypische, sowie späterhin wegen der Restitutionskernbildung fällt die erste Kernteilung mit der nachfolgenden ersten Zellteilung fort, und die homöotypische Teilung des diploiden Restitutionskernes, die ja eine Art Aequationsteilung ist, resultiert in zwei diploiden Megasporen.

Am häufigsten wird jedoch die Makrosporenmutterzelle direkt zur Gametophyteninitiale (*Antennaria*-Typus). Diese Abkürzung der Entwicklung von der Sporenmutterzelle bis zu dem Gametophyten ist indessen für die apomeiotischen Pflanzen nichts eigenartiges; sie findet auch bei den meiotischen statt, und zwar bei den *Lilium*-, *Plumbagella*-, etc.-Typen. Der Umstand, dass bei vielen, vielleicht den meisten apomeiotischen Pflanzen die E.M.Z. direkt zur Gametophyteninitiale wird, bildet daher kein Hindernis, von einer sporischen Natur dieser Initialen zu sprechen, auch wenn sie nicht mit den »echten» haploiden Sporen gleichwertig sind und daher eines eigenen Namens bedürfen, der teils ihre sporogene, teils ihre eigenartige (diploide) Natur wiedergibt. So hat man ja den Gametophyteninitialen der obengenannten *Lilium*-, *Plumbagella*-, etc.-Typen einen eigenen Namen gegeben. Einige Autoren sehen zwar in diesen Zellen Makrosporen (ERNST 1908, RUTGERS 1923), aber treffend werden sie meines Erachtens von HÄUSER (1916) Symmakrosporen, von SCHNARF (1929) Coeno-Makrosporen genannt.

Das eigenartige bei den apomeiotischen Gametophyteninitialen ist, dass ihre primären Kerne und auch deren Deszendanten die unreduzierte Chromosomenzahl haben. Im Gegensatz zu dem, was CHIARUGI u.a. meinen, ist dieses meiner Meinung nach kein Grund, ihre sporische Natur völlig zu verneinen. Es gibt

zahlreiche Beispiele, welche zeigen, dass morphologisch, topographisch und funktionell gleichwertige Elemente mit demselben Namen (event. mit einem unterscheidenden Zusatz) bezeichnet werden, unabhängig davon, ob das betreffende Element haploider oder diploider Natur ist.

Die früher geschilderte Auffassung über die Entwicklung der E.M.Z. bei dem *Taraxacum*-Typus stützt sich auf die Verhältnisse bei der Pollenbildung mancher Pflanzen, ungefähr denen entsprechend, die im Vorhergehenden (S. 19) für die Bildung der diploiden Pollenkörner bei *Atraphaxis* beschrieben worden sind. Bei dieser, sowie bei einer Menge von anderen apomeiotischen und bei hybridogenen Pflanzen entstehen ausserdem durch andere Störungen im normalen Verlauf der Reduktionsteilung Zellen mannigfacher Art, die von den normalen Zelltypen abweichen. Nichtsdestoweniger werden diese Zellen — auch die diploiden — nach der Stelle, wo sie gebildet werden, und auf Grund ihrer Morphologie Pollenkörner oder Mikrosporen genannt, trotzdem sie einen anderen Chromosomenbestand haben als den, welchen eine geregelte Reduktionsteilung mit sich geführt hätte.

In gewisser Hinsicht parallele Fälle sind auch die Bezeichnungen der verschiedenen Elemente bei einem Gametophyten, der aus einer nicht-chromosomreduzierten Zelle entstanden ist. Bei diesen Elementen werden die Benennungen beibehalten, die sie gehabt hätten, wenn eine Reduktionsteilung stattgefunden hätte.

Aus dem Gesagten geht meines Erachtens hervor, dass die Gametophyteninitialen bei den *Marsilia Drummondii*-, *Taraxacum*- und *Antennaria*-Typen als Homologa der Sporen bei den meiotischen Pflanzen zu betrachten sind, und ich schlage vor, sie Diplosporen zu nennen. Dieser Ausdruck kann, wenn man so will, als eine Zusammenziehung aus diploiden Sporen betrachtet werden, und ist kein grösseres sprachliches Vergehen, als z.B. der Ausdruck Diplobiont. Jedenfalls sagt er deutlich aus, dass die fraglichen Zellen im sporogenen Gewebe entstandene, aber die sporophytische Chromosomenzahl enthaltende Gametophyteninitialen sind. In der Zusammensetzung Diplospore kann »Diplo» niemals — auch in Hinblick auf das Vorkommen polyploider Pflanzen — zu Missverständnissen führen.

Infolge dieser unbestreitbaren Verschiedenheit in der Natur der Gametophyteninitialen — im ersteren Falle liegen nicht die geringsten Anknüpfungspunkte an das sporogene Gewebe vor, im letzteren Falle sprechen starke Gründe dafür, in den intraarchesporial gebildeten Gametophyteninitialen eine Art mehr oder weniger modifizierter, diploider Sporen oder Sammelsporen zu sehen — erscheint es weniger angebracht, in die für die beiden betreffenden Fälle gemeinsame Benennung eine kategorische Leugnung der Sporennatur der Gametophyteninitiale hineinzulegen. Dies würde jedoch bei Anwendung des Ausdruckes Aposporie der Fall sein.

Ein anderer, wenn auch natürlich bedeutend weniger gewichtiger Grund gegen die Anwendung dieses Ausdruckes als gemeinsamen Terminus ist der,

dass man mit Aposporie seit altersher ausschliesslich die Entstehung einer Gametophyteninitiale aus nicht-sporogenem Gewebe bezeichnet hat.

Das Wesentliche, welches diese Gametophyteninitialen gemeinsam haben, seien sie nun von intra- oder extraarchesporialer Herkunft, ist, dass sie dieselbe Chromosomenzahl wie der Muttersporophyt haben.

Auch hinsichtlich dieses Phänomens liegt natürlich eine gewisse Verschiedenheit zwischen den beiden Fällen vor. Die intraarchesporialen Initialen werden diploid, da die Reduktionsteilung, die normalerweise stattfinden sollte, entweder zu einer reinen Aequationsteilung übergeht oder (wie bei dem *Taraxacum*-Typus) durch eine Meiosis ersetzt wird, die dahin modifiziert worden ist, dass sie zur Bildung von diploiden Gametophyteninitialen führt.

Anders gestalten sich die Verhältnisse bei den extraarchesporialen Initialzellen. Im Zusammenhang mit ihnen hat man nicht den geringsten Anlass, eine Reduktionsteilung zu erwarten (siehe oben). Entwicklungsgeschichtlich würde der Ausdruck Apomeiosis für diese Fälle daher vielleicht weniger »richtig» sein.

Infolge dieser Verschiedenheit wäre vielleicht der »geeignetste» gemeinsame Terminus einer, der schlechtweg die Gleichheit der Chromosomenzahl zwischen der Gametophyteninitiale und dem Muttersporophyten angeben würde, wie z.B. Aequigametophytie oder dergl., aber da neue Bezeichnungen nur in dringenden Fällen eingeführt werden sollen und da der Ausdruck Apomeiosis morphologisch die erwähnte Gleichheit der Chromosomenzahl ganz deutlich zu erkennen gibt, so dürfte er auch für die aposporischen Fälle als durchaus brauchbar zu betrachten sein.

Noch ein Grund spricht für die Verwendung des Ausdruckes Apomeiosis statt Aposporie und zwar der, dass Apomeiosis (mit der Bedeutung ohne Reduktion) mit dem Ausdruck Apomixis (mit der Bedeutung ohne Kopulation) korrespondiert, d.h. mit dem Entfallen des anderen Grenzprozesses beim Generationswechsel.

In einer späteren Arbeit (CHIARUGI und FRANCINI 1930) hat CHIARUGI, wenn auch nur indirekt, Apomeiosis als gemeinsamen Terminus für seine Ausdrücke aposporia goniale und aposporia somatica acceptiert. In einer Tabelle (S. 182), wo diese beiden Forscher die Möglichkeit der Entstehung einer 70-chromosomigen *Ochna* aus der 35-chromosomigen *Ochna serrulata* diskutieren, sagen sie: »Gametofito ♀ apomeiotico (aposporia goniale o somatica) e funzionalità . . .».

Die beiden Arten von Apomeiosis könnten als generativ und somatisch bezeichnet werden. Dadurch würden die Ausdrücke ganz unabhängig von der Auffassung der Sporennatur oder Nicht-Sporennatur der Gametophyteninitialen. Den früher erwähnten Gründen zufolge dürfte indessen keine zu grosse Entstellung der morphologischen Fakta oder eine sprachliche Formlosigkeit begangen werden, wenn man die Entstehung von diploiden Gametophyteninitialen aus archesporialem Gewebe als Diplosporie bezeichnete.

Die Bezeichnung Aposporie würde demnach auf die Fälle Bezug haben,

wo eine extra-sporiale, d.h. somatische Zelle zur Gametophyteninitiale wird.

Wenn ein Gametophyt apomeiotisch gebildet worden ist, so hat dies, wie schon früher erwähnt, oft zur Folge, dass eine oder mehrere seiner Zellen sich direkt zum Embryo (Sporophyten) entwickeln. Seit altersher hat man für diese Erscheinung unabhängig davon, ob es eine generative oder somatische Zelle gilt, einen gemeinsamen Terminus. Infolge des Umstandes, dass der Übergang im Generationswechsel vom Gametophyten zum Sporophyten normalerweise im Zusammenhang mit Kopulation, Mixis, vor sich geht, ist die auf eine Apomeiosis folgende, direkte Embryoentwicklung, demnach ohne Kopulation, von manchen Forschern Apogamie, von anderen Apomixis genannt worden. Diese beiden Ausdrücke decken sich mit der tatsächlichen Sachlage, aber da die Embryoinitialen — wie gesagt — sowohl generativer als auch somatischer Natur sein können, sollte man möglicherweise in Hinblick darauf den neutralen Ausdruck Apomixis gegenüber Apogamie etwas bevorzugen.

Für die Wahl zwischen diesen Bezeichnungen ist ausserdem die Ansicht der betreffenden Forscher ausschlaggebend, welcher Terminus für die Entwicklung der diploiden Eizelle ohne Kopulation anzuwenden sei. Die Forscher, welche diese Entwicklung Parthenogenesis genannt haben, bezeichnen die direkte Entwicklung einer somatischen Gametophytenzelle als Apogamie und bedienen sich deshalb des Ausdruckes Apomixis als eines gemeinsamen Terminus. Diejenigen, welche die gemeinsame Bezeichnung Apogamie anwenden, teilen sie in ovogene oder generative Apogamie und somatische Apogamie ein.

Ich will hier nicht auf eine Erörterung der Gründe für oder wider die Verwendung des Ausdruckes Parthenogenesis auch für die direkte Entwicklung der Eizelle im apomeiotisch entstandenen Gametophyten eingehen, sondern nur auf meine frühere Äusserung hinweisen, wie schwer oder sogar unmöglich es sei, die physiologischen Verhältnisse bei diesen Prozessen zu beurteilen, und dass keinerlei zwingende Gründe für die Annahme vorliegen, dass die apomeiotisch gebildeten Eizellen der Gametophyten, die sich direkt zu Embryonen entwickeln können, unter allen Umständen ihre Befruchtungstauglichkeit verloren haben. Da diese Zellen ausserdem sowohl morphologisch, als auch topographisch mit »echten» haploiden Eizellen übereinstimmen, also wenigstens homolog mit ihnen sind, ist es meiner Meinung nach angebracht, sich auch für ihre Entwicklung ohne Kopulation des Ausdruckes Parthenogenesis zu bedienen. Der Ausdruck diploide Parthenogenesis könnte da am besten zu Diploparthenogenesis (siehe Diplosporie) zusammengezogen werden.

Dem Begriff Diploparthenogenesis gegenüberstehend würde da Apogamie die direkte Entwicklung einer somatischen Gametophytenzelle zum Sporophyten bedeuten. Gegen diesen Ausdruck ist einzuwenden, dass er nur die Abwesenheit von Mixis oder Kopulation ausdrückt, wenn man nicht sogar aus ihm herauslesen will, dass damit die Abwesenheit einer Kopulation zwischen Gameten gemeint sei. Für die apomiktische Entwicklung von somatischen Gametophytenzellen hat deshalb RENNER den »geeigneteren» Ausdruck Apogametie vorge-

Schema I.

Die Fortpflanzung des Sporophyten

- **Mit antithetischem Generationswechsel**
  - Bei der Entstehung der Gametophyteninitiale oder bei der Entwicklung des Gametophyten findet eine Reduktionsteilung statt
    MEIOSIS.
    - **Die Fortpflanzung des Gametophyten.**
      - Mit antithetischem Generationswechsel
        - Der Sporophyt entsteht nach einer Kopulation
          MIXIS.
        - Der Sporophyt entsteht direkt ohne Kopulation
          APOMIXIS.
          - Die Sporophyteninitiale ist ein Gamet
            PARTHENOGENESIS
          - Die Sporophyteninitiale ist kein Gamet, sondern eine andere Zelle
            APOGAMETIE (hapl.)
      - Ohne antithetischen Generationswechsel
  - Weder bei der Entstehung der Gametophyteninitiale noch bei der Entwicklung des Gametophyten findet eine Reduktionsteilung statt
    APOMEIOSIS.
    - Die Gametophyteninitiale entsteht im archesporialen Gewebe
      DIPLOSPORIE.
    - Die Gametophyteninitiale entsteht im extraarchesporialen Gewebe
      APOSPORIE.
    - **Die Fortpflanzung des Gametophyten.**
      - Mit antithetischem Generationswechsel
        - Der Sporophyt entsteht nach einer Kopulation
          MIXIS.
        - Der Sporophyt entsteht direkt ohne Kopulation
          APOMIXIS.
          - Die Sporophyteninitiale ist ein Gamet
            DIPLOPARTHENOGENESIS.
          - Die Sporophyteninitiale ist kein Gamet, sondern eine andere Zelle
            APOGAMETIE (diploid)
      - Ohne antithetischen Generationswechsel
- **Ohne antithetischen Generationswechsel**

schlagen, »eine Bezeichnung, die sehr viel für sich hat, weil sie klar hervorhebt, dass die Embryo-Initiale eine andere Zelle ist als eine Eizelle» (ROSENBERG 1930 S. 3). Diese Bezeichnung ist ausserdem eine Parallele zu Aposporie.

Apomixis würde demnach in Diploparthenogenesis und Apogametie eingeteilt werden.

Der Ausdruck Apomixis muss jedoch für die genannten Erscheinungen reserviert werden (siehe namentlich ERNST 1918 S. 596 a), und für die Entstehung von Fortpflanzungskörpern, die mit dem Mutterindividuum gleichartig sind, also für die vegetative, ohne antithetischen Generationswechsel geschehende Propagation müsste ein anderer Terminus verwendet werden.

Die bei den Embryophyten vorkommenden Fortpflanzungserscheinungen mit den dazu gehörenden, teils früher verwendeten, teils von mir vorgeschlagenen Termini sind im Schema I zusammengestellt.

Wie sind die apomeiotischen und die apomiktischen Vorgänge bei *Atraphaxis frutescens* zu bezeichnen?

Die apomeiotischen Vorgänge. Wie in der Einleitung erwähnt wurde, ist es unter den Angiospermen bisweilen schwierig oder sogar unmöglich zu entscheiden, ob ein apomeiotischer Fall als Diplosporie oder als Aposporie (siehe die Tabelle II auf Seite 46) zu bezeichnen sei, vor allem »in Fällen, wo ein mehrzelliges Archespor im Nuzellus vorkommt, wie bei *Artemisia*, *Alchemilla* und *Oxyria*» (ROSENBERG 1930 S. 47). Als ein hierhergehörendes Beispiel hat sich auch *Atraphaxis frutescens* erwiesen. Bei dieser Pflanze ist es jedoch noch unsicherer, über als bei *Oxyria* (EDMAN 1929 S. 184), über den Umfang des Makroarchespors und daher auch über die Grenze zwischen diesem und dem nichtarchesporialen Nuzellusgewebe zu urteilen.

Die Ontogenie des gesamten Nuzellusgewebes bei *Oxyria* und *Atraphaxis* zeigt, wie die archesporiale Natur der Nuzelluszellen zwar an der mikropylaren Zone am kräftigsten manifestiert ist, aber auch, wie sie von diesem Teil aus gegen die Seiten (in einer crassinuzellaten Samenanlage) und die Basis der Nuzellus hin abklingt. Von dem mikropylaren Teil werden eine oder mehrere Zellen ausreichend kräftig archesporial differenziert, um zu ordentlichen Gametophytenerzeugern zu werden, während den übrigen, abgesehen davon, ob sie somatische oder geschwächt archesporiale Eigenschaften besitzen, die Fähigkeit der Gametophytenbildung entweder, wie in den meisten Fällen, völlig abgeht oder, wie z.B. bei *Alchemilla, Oxyria* und *Atraphaxis*, nur in potentieller Form zukommt.

Bei den erwähnten apomeiotischen Pflanzen tritt der Unterschied zwischen den ordentlichen (legitimen) und den potentiellen (illegitimen, adventiven) Gametophytenerzeugern sehr deutlich hervor. Wenn, wie es bei *Oxyria* oft, bei *Atraphaxis frutescens* (und vielleicht auch bei den apomeiotischen *Alchemilla*-Arten) am häufigsten der Fall ist, das ordentliche Archespor oder seine Deszendanten infolge von Störungen bei der Reduktionsteilung oder infolge einer schäd-

lichen Verteilung der Chromosomen bei derselben in seiner Entwicklung gehemmt wird und abstirbt, so übernehmen die am nächsten liegenden Zellen die Rolle von Gametophytenerzeugern. Die adventiven Zellen haben in ihrer übernommenen Rolle »besseres Glück» als die ordentlichen, weil bei jenen die archesporiale und damit auch die reduktive Tendenz nicht vorhanden oder nur so schwach ist, dass ihre Entwicklung nur durch Aequationsteilungen vor sich gehen kann, welche Teilungen nicht den erwähnten Gefahren ausgesetzt sind.

Zu den Schwierigkeiten bei der Beurteilung, was man zu einem Archespor zu rechnen habe, gehört teils die Entscheidung, wie weit zurück in die Samenanlage sich das Makrosporangium erstreckt, teils wie kräftig potentiell archesporial die betreffenden Zellen sein müssen, d.h. welche für ein archesporiales Gewebe kennzeichnenden Merkmale sie aufweisen müssen, um als archesporiale Zellen betrachtet werden zu können. Bei *Oxyria digyna*, wie bei den apomeiotischen *Alchemilla*-Arten wiesen die zu dem ordentlichen Archespor nicht gehörenden, aber neben diesem liegenden Zellen unzweideutige, reduktive Anklänge auf; bei *Atraphaxis frutescens* dagegen weist nur das Aussehen der im primären, archesporialen Stadium befindlichen Mutterzellen (Fig. 26) der adventiven lateralen Gametophytenerzeuger darauf hin, dass diese gewissermassen potentiell archesporial sind.

Für derartige Fälle, wo also eine von der subjektiven Beurteilung abhängende Unsicherheit herrscht betreffs der Entscheidung, welche Zellen zu dem sporogenen Gewebe gehören und demnach auch, ob eine apomeiotische Erscheinung als Diplosporie oder als Aposporie zu bezeichnen sei, ist es vorteilhaft, den gemeinsamen Terminus Apomeiosis verwenden zu können.

Auch bei der Beantwortung der Frage, wie weit zurück in die Samenanlage das Makrosporangium sich erstrecke, machen sich infolge der unklaren Phylogenie des Ovulums verschiedene Auffassungen geltend. VERMOESEN (1911) betrachtet bei den von ihm untersuchten Orchidaceen auch die Chalaza-, ja sogar die Funiculuszellen als zum Makrosporangium gehörend. Falls dies richtig und von allgemeiner Gültigkeit wäre, so könnte es möglicherweise sogar unrichtig sein, die Entwicklung der chalazalen Gametophyteninitialen bei *Atraphaxis frutescens* als Aposporie zu bezeichnen. Es ist jedoch höchst wahrscheinlich, dass die Chalaza rein somatischer Natur ist und ein Teil des Rezeptaculums, von dem das Makrosporangium, der Nuzellus und die Integumente ausgehen. Bei *Atraphaxis* ist ausserdem die Grenze zwischen dem Nuzellus und der Chalaza dank der Hypostase deutlich markiert.

Die apomiktischen Vorgänge. Bei den Prothallien der Farne ist die Verschiedenheit zwischen den Gameten und den somatischen Zellen morphologisch und topographisch so beträchtlich, dass es keine Schwierigkeit bietet, die Natur einer apomiktischen Sporophyteninitiale zu beurteilen. Meines Wissens enthalten die Schilderungen über die apomiktischen Vorgänge bei diesen Pflanzen keine Hinweise darauf, dass auf einem und demselben Prothallium sowohl parthenogenetische als auch apogametische (siehe die Tabelle S. 46) Sporophyten entstehen können.

Falls in einem Angiospermenembryosack zwei oder mehrere Embryonen apomiktisch entständen, so würde der vorherrschenden Ansicht nach nur einer von ihnen parthenogenetisch, der oder die übrigen dagegen apogametisch sein. Nach dieser Ansicht würde also Apogametie bei den Angiospermen »nur als Begleiterscheinung somatischer[1] Parthenogenesis» (SCHNARF 1929 S. 459) vorkommen. Diese Ansicht beruht darauf, dass von den Elementen des Angiospermenembryosackes im allgemeinen nur eine Zelle, die von den übrigen Elementen wegen ihrer Morphologie und Topographie gut unterscheidbare Eizelle, nach Befruchtung einen Embryo gibt, und daher als die einzige Zelle betrachtet wird, die als Gamet auftreten kann.

Die Phylogenie des Angiospermenembryosackes ist jedoch sehr rätselhaft, und daher wissen wir ja nicht, ob die Elemente, welche nebst der Eizelle zu apomiktischen Embryonen werden können, von potentiell gametischer oder von somatischer Natur sind, und auch nicht, ob sie mit der Eizelle desselben Embryosackes gewissermassen gleichwertig sind oder nicht.

Zur Deutung des Angiospermenembryosackes. Über die Phylogenie dieses Embryosackes herrschen viele Anschauungen. Unter den am meisten bekannten steht PORSCHS Archegontheorie (1907) den Ansichten gegenüber, welche die Embryosackkerne als ± gleichwertig und wenigstens alle Elemente des Eiapparates als potentielle Gameten betrachten (PEARSON 1909, PERSIDSKY 1914, PEARSON und THOMPSON 1918 u.a.).

Nach PORSCH (1907), der meiner Meinung nach aus guten Gründen den normalen, 8-kernigen Embryosack für den primitivsten Typus hält, besteht dieser »aus zwei polar gelagerten, als Archegonien gedeuteten Zellgruppen, deren jede aus vier Zellen resp. Kernen besteht, nämlich zwei Halszellen, der Eizelle und dem Bauchkanalkern. — — — Die Eizelle entspricht der Eizelle, die Synergiden entsprechen den Halszellen, der obere Polkern dem Bauchkanalkern des oberen Archegons. Im Antipodenkomplex entspricht eine der Antipoden, zumeist wohl die mittlere, der Eizelle, die beiden übrigen den Halszellen, der untere Polkern dem Bauchkanalkern des unteren Archegons». Nach dieser Theorie sind die Synergiden also phylogenetisch von anderer Natur als die Eizelle und nicht einmal potentielle Gameten. Dasselbe gilt auch für zwei von den Antipoden der dritten gegenüber, die ja ein potentieller Gamet ist.

PEARSON u.a. nehmen die Verhältnisse bei den weiblichen Gametophyten einiger heutiger *Gnetales* zum Vorbild. Diese Gametophyten sind nicht in ausgebildete Archegonien und ein vegetatives Prothallium differenziert, sondern sie bestehen aus ± gleichartigen Kernen resp. Zellen, von denen alle (Ausnahmefall bei *Welwitschia* nach PEARSON, 1909) oder mehrere zusammenliegende als Gameten fungieren können. Nach den Ansichten der erwähnten Autoren wären alle Kerne des Embryosackes der Protangiospermen, die nach Abschluss der

[1] Einige Autoren verwenden die Ausdrücke »somatisch» und »generativ» statt »diploid» und »haploid». Dies ist meiner Meinung nach irreführend, weil dadurch der Leser leicht zum Glauben geführt wird, dass der Sporophyt überhaupt keine generativen und der Gametophyt keine somatischen Zellen hat. Siehe übrigens ERNST 1918.

freien Kernteilungen vorhanden waren (PEARSON 1909 u.a.), oder wenigstens mehrere von ihnen (nach LOTZY 1899 des Ei- und des Antipodenapparates, nach KARSTEN 1902 die des Eiapparates) als potentielle oder reduzierte Gameten zu betrachten, die während der Phylogenese zu den verschiedenen Elementen der heutigen Angiospermenembryosäcke differenziert worden sind.

Der Einfachheit halber werden die letztgenannten Ansichten im folgenden zusammengefasst und, da sie betreffs der vorliegenden Frage über die event. gametische Natur der Synergiden im Widerspruch mit der Archegontheorie stehen, als »Gleichwertigkeitstheorien» bezeichnet.

Von den verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den verschiedenen Gymnospermenklassen wissen wir zur Zeit nichts sicheres. Vor allem gilt dies für die wenigstens scheinbar sehr heterogene Klasse der *Gnetales* den übrigen Klassen gegenüber. Auch den Zusammenhang zwischen den Gymnospermen und den Angiospermen kennen wir nicht und daher auch nicht diejenigen der ausgestorbenen oder rezenten Gymnospermen, an welche die Angiospermen anzuknüpfen sind. Es ist also gegenwärtig nicht möglich, unter Bezug auf einige verwandtschaftliche Beziehungen einen bestimmten Gymnospermengametophytentypus zum Vorbild des Angiospermenembryosackes zu nehmen. Wenn SCHNARF, der neuerdings (1929 S. 555—581) die Gründe für und gegen die erwähnten Ansichten erörtert hat, hervorhebt (S. 565), dass »es ferner überhaupt abzulehnen ist, gerade unter den heute lebenden, am höchsten entwickelten Gymnospermen, wie *Gnetum* und *Welwitschia*, den Übergang zu den Angiospermen zu suchen», so werden sicherlich alle, welche die Gleichwertigkeitstheorien verteidigen, ihm beipflichten (siehe LOTZY 1899). Ebenso wenn er in der Fortsetzung sagt, dass »gerade die grosse Lücke, die zwischen den beiden Klassen klafft, darauf hinzudeuten scheint, dass wir die Abzweigung der Angiospermen sehr tief unten am Gymnospermenaste suchen müssen». Dagegen zieht er einen falschen Schluss, wenn er fortsetzt: »und dann sind gewisse Ähnlichkeiten zwischen den weiblichen Gametophyten der *Gnetales* und Angiospermen als Analogien zu werten, die auf der Tendenz beruhen, die weiblichen Prothallien zu reduzieren». Leider wissen wir nicht, wie weit unten in der Verästelung des Embryophytenstammes *Gnetum*- und *Welwitschia*-Vorfahren mit Prothallien von dem betreffenden Bau, oder wie nahe der Auszweigung des Angiospermenastes diese Vorfahren sich befanden. Daher wissen wir auch nicht, ob die erwähnten Gleichheiten Analogien oder Homologien sind. Fest steht wohl nur, dass in dem Embryophytenstamme die »Tendenz — — —, die weiblichen Prothallien zu reduzieren», vorhanden war und ist, und dass in dem Aste, von dem wahrscheinlich sowohl die Gymnospermen als auch die Angiospermen sich abgezweigt haben, diese Tendenz so weit führen kann, dass die Archegonstruktur verloren geht und die Prothallien mit etwa gleichartigen Kernen oder Zellen ausgerüstet werden, welche Elemente durch eine ± deutliche Grenze in fungierende Gameten und somatisierte oder somatische Kerne resp. Zellen aufgeteilt werden. Derartige Prothallien sind bei einigen *Gnetales*-Repräsentanten realisiert worden.

Wegen der zur Zeit vorhandenen Unmöglichkeit, die Angiospermen an eine andere bestimmte Gruppe anzuknüpfen und wegen der eigenartigen Zusammen-

setzung des Angiospermenembryosackes, bleibt uns nur übrig, eine Deutung der Natur der Embryosackelemente durch möglichst kräftige Indizien zu stützen.

Schon früher habe ich die Meinung vertreten, dass der Angiospermenembryosack mehr potentielle Gameten enthalte, als ihm durch PORSCHs Archegontheorie zuerkannt werden. Im Zusammenhang mit einigen an *Oxyria digyna* gemachten Beobachtungen und einer dadurch veranlassten Erörterung der SCHÜRHOFFschen Ansicht, dass die Synergiden nicht Schwesterzellen seien, äusserte ich (EDMAN 1929 S. 192): »Obgleich ich ganz LANGLETs Meinung bin, dass ein physiologischer Unterschied nicht notwendig vorliegen muss, würden die streitigen Ansichten über die Homologisierung der Zellen des E.S. durch folgende Hilfshypothese beigelegt werden können. Jeder Kern des 4-kernigen E.S. (oder, wenn man kein Anhänger der PORSCH'schen Theorie ist, die auch dem Antipodenapparate generativen Ursprung zuschreibt, jeder der zwei mikropylären Kerne) erzeugt ein Paar ungleichwertiger Kerne (jedes Paar ein mehr oder weniger stark reduziertes, mehr oder weniger stark somatisiertes Archegonium repräsentierend). Diese Kerne entwickeln sich teils infolge eigener Eigenschaften, teils wegen äusserer — topographischer — Verhältnisse zu ihren verschiedenen Funktionen.» Damals hatte ich keine Veranlassung, über dieses Problem tiefer nachzudenken. Die bei *Atraphaxis frutescens* gefundenen Vorgänge haben mich indessen in meiner, der Gleichwertigkeitstheorie gewissermassen beitretenden Ansicht gestärkt, und diese Stellungnahme will ich jetzt durch folgende Erörterung begründen.

Der Umstand, der mich vor allem veranlasst hat, die Gleichwertigkeitstheorie zu vertreten, ist der, dass in einem Eiapparat die eine oder beide Synergiden sich sowohl morphologisch als auch physiologisch wie die dritte Zelle im Eiapparat verhalten können, d.h. wie die eigentliche Eizelle.

Bei einigen apomeiotischen Gametophyten ist das keine Seltenheit. Bei *Oxyria digyna* beobachtete ich einzelne (EDMAN 1929 S. 193, Fig. 16 d), bei *Atraphaxis frutescens* mehrere Fälle, wo der Eiapparat zwei eiartige Zellen enthielt. Bei der letztgenannten Pflanze fand ich ausserdem Embryosäcke, wo der Eiapparat zwei Embryonen gebildet hatte, die vielleicht aus zwei solchen »Eiern» entstanden waren. Miss PACE (1913) fand bei *Atamasco texana* Eiapparate mit zwei Eizellen, und auch sie nimmt an, dass beide sich zu Embryonen entwickeln können. Gewisse morphologische Merkmale bei den drei Zellen im Eiapparat von *Burmannia coelestis*, die gewöhnlich alle synergidenartig sind, weisen darauf hin, dass zwei bis drei von ihnen auch physiologisch gleichwertig sein und zu Embryonen auswachsen können (ERNST 1909, ERNST und BERNARD 1912). Aus der Zusammenstellung auf Seite 34, welche zeigt, dass der Embryosack bei *Ochna serrulata* auf fast jede denkbare Weise organisiert sein kann, geht hervor, dass auch ihr Eiapparat oft bis drei eiartige Zellen enthält.

Aber auch nicht-apomeiotischen Pflanzen können (obgleich als seltene Ausnahmen) Eiapparate mit mehr als einer Eizelle haben. STRASBURGER (1877) fand bei *Sinningia Lindleyana* zwei, CHODAT (1904) bei *Parnassia palustris* gleichfalls zwei und SVENSSON (1925) bei *Lindelophia longiflora* fünf Eizellen. Zugleich sollen hier zwei Fälle erwähnt werden, wo alle Zellen des Eiapparates

als synergidenartig befunden wurden: *Fuchsia procumbens* (TÄCKHOLM 1915), *Limnanthes Douglasii* (STENAR 1924).

Ebenso wie man bei den genannten apomeiotischen Beispielen Ursache hatte zu vermuten, dass auch eine gewisse entwicklungsphysiologische Ähnlichkeit zwischen den morphologisch gleichartigen Elementen des Eiapparates vorhanden sei, so sind auch unter den meiotischen Pflanzen Fälle bekannt, wo die Synergiden sich in physiologischer Hinsicht als den Eizellen gleichwertig erwiesen. Darauf weisen die Fälle von Synergidenbefruchtung hin, die man entweder direkt beobachtet oder auf Grund von Embryo- und Endospermverhältnissen vermutet hat: *Iris* (DODEL 1891), *Lilium* (OVERTON 1891), *Aconitum* (OSTERWALDER 1898), *Najas* (GUIGNARD 1901), *Trillium* (ERNST 1902) und *Allium* (HABERLANDT 1925).

Besonders interessant ist eine Beobachtung von PERSIDSKY (1914). Er fand, dass der Eiapparat von *Delphinium elatum* zwei zu Eiern ausgebildete Zellen enthalten kann, und dass diese gleichzeitig befruchtet werden können. In diesem Fall blieb der Zentralkern unbefruchtet. Aus dieser Beobachtung, sowie aus dem Vorkommen von derartigen anomalen Ausbildungen der Embryosackelemente, die im vorhergehenden auf Seite 33 geschildert wurden, zog PERSIDSKY folgenden Schluss: »Die Kerne des Embryosackes sind nicht wesentlich voneinander verschieden, da jeder von ihnen unter Umständen den Kern jeglicher im Embryosack vorhandenen Zelle repräsentieren kann, denjenigen der Eizelle, denjenigen der Synergiden oder der Antipoden und diejenigen der endgültigen Endospermanlage. Es entscheiden über den Charakter der Elemente des Embryosackes nicht nur die Eigenschaften der Kerne, sondern auch die Lage derselben im Embryosacke.»

Selbstverständlich darf man bei der Beurteilung des hier dargestellten Verhaltens der Synergiden nicht vergessen, dass die Heranziehung anomaler und teratologischer Erscheinungen bei der Behandlung phylogenetischer Fragen mit grösster Vorsicht geschehen muss. Die Unzuverlässigkeit teratologischer Bildungen in dieser Hinsicht ist auch mitunter angeführt worden, um den genannten Embryosackanomalien ihre Bedeutung als Beleg für die Gleichwertigkeit der Elemente im Eiapparat zu nehmen. Nach SCHNARF (1929 S. 561) sollen diese Anomalien »auf ganz andere Weise, nämlich durch Störungen, welche die ererbte Spezialisierung der Bestandteile des Embryosackes verändern», erklärt werden können. Dies heben auch die Verteidiger der Gleichwertigkeitstheorie hervor, doch mit dem Zusatz, dass mit ererbter Spezialisierung die gemeint ist, welche die ± gleichwertigen Kerne beim Übergang vom Prä- oder Protangiospermstadium zu einem späteren Stadium erhalten haben, und dass es nicht ausgeschlossen ist, dass die neuentstandene Veränderung auf dem Aufheben dieser Spezialisierung und der Wiederherstellung der Eigenschaften des ersteren Stadiums beruht. Die Veränderungen in einem Organ oder dem Teil eines Organs, welche durch Störungen in den Entwicklungskorrelationen entstehen, können sich nämlich nicht nur im Auftreten ganz neuer Eigenschaften äussern, sondern auch in der Rückführung des Organs auf einen Zustand, in dem es sich, der allgemeinen Ansicht nach, schon früher im Laufe seiner Phylogenese befunden hat.

Betreffs der vorher erwähnten, von PERSIDSKY (1914) beobachteten Vorgänge

bei *Delphinium elatum* macht SCHNARF (1929 S. 561) darauf aufmerksam, dass diese Pflanze auch »durch Fasziationen, Pelorienbildung, Vergrünung und Verlaubung, Füllung der Blüten und dergl. ausgezeichnet ist», und dass »diese Verhältnisse auf tiefgreifende Entwicklungsstörungen hindeuten und zeigen, dass diese Pflanze ganz ungeeignet ist, um als Grundlage für die von PERSIDSKY gezogenen Schlüsse zu dienen». Ich möchte jedoch behaupten, dass man auch folgendes sagen kann: Die erwähnten Anomalien bei *Delphinium elatum* deuten gewiss auf tiefgreifende Entwicklungsstörungen hin. Diese können also dahin führen, dass einige Organe phylogenetisch jüngere, in Beziehung zu neuhinzugekommenen, für die Angiospermen spezifischen Funktionen stehende Eigenschaften verlieren und statt dessen eine ursprünglichere Gestalt und damit zusammenhängende Funktion annehmen (die Zygomorphie ist zur Actinomorphie zurückgegangen, »gefärbte» Hüllblätter zu »ungefärbten» oder zu Laubblättern, Staub- und Fruchtblätter zu mehr blattähnlichen Bildungen). Man hat daher allen Grund zu vermuten, dass diejenige Veränderung der floralen Region bei *Delphinium elatum*, die darin besteht, dass eine Synergide sowohl morphologisch als auch physiologisch zu einer Eizelle umgewandelt wird, in der Weise zu deuten ist, dass eine phylogenetisch jüngere Eigenschaft dieser Zelle (die Ausrüstung der ehemaligen gametischen Zelle zu einem ausschliesslich chemotropisch wirksamen Organe) ausgeschaltet wird, wodurch eine frühere Gestaltung und Eigenschaft derselben realisiert wird (hinreichend gametische Natur, um ebenso wie die regelrechte Eizelle mit einem Spermakern kopulieren und auch einen Embryo liefern zu können).

Die Ursachen solcher Entwicklungsstörungen sind wahrscheinlich höchst verschiedenartiger Natur: anomale physikalische, chemische und biologische Verhältnisse. Vor allem ist es nicht erstaunlich, dass unter den Bastarden derartige Störungen in der floralen Region häufig vorkommen, und dass das Spezialisierungsvermögen der Embryosackelemente geschwächt worden ist.

Die abnorme oder nicht vorhandene Spezialisierung der verschiedenen Elemente in einem apomeiotischen Angiospermenembryosack kann die direkte Folge einer durch solche Ursachen entstandenen Entwicklungsstörung sein, es ist aber auch die Annahme möglich, dass diese Pflanzen, nachdem sie aus dem einen oder andern Grunde sich apomeiotisch-apomiktisch fortzupflanzen begonnen haben oder hatten, ± schnell die Spezialisierung aufgeben oder aufgegeben haben, welche für die sexuellen Pflanzen für die Sicherstellung der Befruchtung und der damit zusammenhängenden Samenbildung ± »notwendig» ist. —

Mitunter wird als Gegenargument gegen die Heranziehung der Synergidenbefruchtung als Beleg für die Gametennatur der Synergiden angeführt, dass Kopulation auch zwischen vegetativen Kernen oder Zellen vorkommt. Unter Voraussetzung, dass die Synergiden Archegonienhalszellen sind, würde also eine Synergidenbefruchtung eine Kopulation zwischen einer rein somatischen Zelle und einem ausgesprochenen Gameten sein. Auch wenn eine solche Vereinigung nicht undenkbar wäre, so spricht eine Synergidenbefruchtung mehr für die Gametennatur der betreffenden Synergide, als für ihre Archegonienhalsnatur, und die Berufung auf das Vorkommen von vegetativen Kernverschmelzungen kann

wohl nur angesehen werden als ein Beitrag zu den Versuchen, die Erscheinungen zu entwerten, die im Gegensatz zur Archegontheorie zu stehen scheinen. —

Das Auftreten von apomiktischen Synergidenembryonen braucht ja nicht ein Argument gegen die Archegontheorie zu sein, denn auch bei den Farnen sind Fälle bekannt, wo apomiktische Embryonen aus Archegonienhalszellen entstehen (*Scolopendrium vulgare* nach LANG, 1898). Ich habe jedoch schon darauf hingewiesen, dass alle auf einem Farnprothallium gebildeten apomiktischen Embryonen entweder nur diploparthenogenetische oder nur apogametische sind.

Wenn wir mit genügend grosser Wahrscheinlichkeit annehmen könnten, dass der Embryosack der heute lebenden Angiospermen so entstanden sei, wie die Archegontheorie glauben machen will, und dass die Synergiden also vegetativer Natur seien, so bliebe nichts anderes übrig, als die hier geschilderten Organisationsabweichungen als unerklärliche Abnormitäten zu den übrigen, auch von dem Standpunkte der Archegontheorie aus rätselhaften Erscheinungen bei diesen Embryosäcken hinzuzufügen.

Aus dem, was schon von dieser Theorie gesagt wurde, geht hervor, dass sie die Entstehung von vollständig gleichen Vierkernkonfigurationen an beiden Polen des Embryosackes, sowie vor als auch nach der Enddifferenzierung, zu erklären versucht, sowie die doppelte Befruchtung und die Endospermbildung. Die Hilfe, die PORSCH bei der Aufstellung seiner Theorie hatte, besteht darin, dass die weiblichen Prothallien einiger Gymnospermen mit 4-zelligen Archegonien versehen sind, deren Bauchkanalkern zuweilen eine Teilung durchmacht nach oder möglicherweise auch ohne Verschmelzung mit einem männlichen Gameten. Dagegen muss PORSCH sich eine kräftige Reduktion des Prothalliums vorstellen und dessen vegetativen Teil, sowie die Deckzellen der Archegonien ganz und gar amputieren. Weiter muss er eine Invertierung der Lage der Ei- und Bauchkanalkerne im Verhältnis zu einander annehmen oder wenigstens diese Schwesterkerne ihren Charakter tauschen lassen, und zugleich den Übergang der Wandbildung von deutlich succedan zu simultan annehmen. Dazu kommt die Lage der beiden Bauchkanalkerne in derselben Zelle (der Zentralzelle) und deren Verschmelzung vor, bei oder nach der Kopulation mit dem Spermakern. Wie man sieht, sind es nicht wenige dazukommende Eigenschaften, die auch vom Standpunkt der Archegontheorie aus schwer oder unmöglich zu erklären sind.

Ein Vergleich der Bauart der verschiedenen Embryosacktypen nebst einer Untersuchung ihrer Frequenz zeigt, dass der monosporische, 8-kernige Embryosack der primitivste zu sein scheint und dass das Vorkommen von Vierkerngruppen eine für fast alle Embryosäcke gültige Eigenschaft ist.

Es ist behauptet worden, dass nur die Archegontheorie zu erklären vermag, wie die polare Gleichheit des Embryosackes und die Vierkernkonfiguration entstanden seien. Es muss zugegeben werden, dass diese Theorie durch die Aufstellung eines Modells mit zwei polar gelegenen vierkernigen Archegonien einen einfachen Ausgangspunkt für die Erklärung der genannten Embryosackverhältnisse geschaffen hat. Es dürfte jedoch keine Schwierigkeit bereiten, auch auf Grund der von der Gleichwertigkeitstheorie angenommenen Entwicklungstendenzen

eine oder mehrere Erklärungen dafür zu geben, wie diese Organisation zustande gekommen sein kann; dagegen dürfte es ziemlich aussichtslos sein, eine definitive Beantwortung der Frage, wie es wirklich geschehen ist, zu erwarten.

Unter Annahme und Beachtung von folgenden Punkten:

1. dass der weibliche Gametophyt bei der Entwicklung auf das Angiospermstadium zu die Fähigkeit verlor, wirkliche Archegonien auszubilden und statt dessen anfing aus ± gleichwertigen Zellen oder Kernen zu bestehen, von denen alle, oder vielleicht nur einige, Gameten waren;

2. dass die Reduktion der Anzahl von Kernteilungen sich bis zur Beibehaltung der auf dem Angiospermstadium »notwendigen» Anzahl Kerne fortsetzte, und dass davon wenigstens drei mikropylar waren (einer für die Eizelle, einer für das chemotropische Organ mit der Aufgabe, den auf der ± weit vom Nuzellus befindlichen Narbe entstehenden Pollenschlauch zum Ei zu dirigieren, und einer als endospermlieferndes Element) und in Übereinstimmung mit dem, was faktisch geschehen ist, eine geringe Anzahl chalazal (entweder, in Übereinstimmung mit PORSCHs Annahme, eine mit dem mikropylaren Teil phylogenetisch gleichwertige generative Kernanordnung ausmachend und dann gleich diesem aus wenigstens drei Kernen bestehend, oder auch ein auf die geringste mögliche Kernzahl reduciertes Haustorium ausmachend, das zur Aufgabe hat, für die Nahrung des auf dem Sporophyten parasitierenden Gametophyten während seiner Entwicklung zu sorgen);

3. dass die ererbte Polarität des Embryosackes wahrscheinlich durch die unter 2. genannten Spezialisierungen von mikropylaren und chalazalen Elementen verstärkt worden ist;

4. dass bei der Reduktion der Anzahl der Kerne deren Gesamtvolumen wahrscheinlich schneller abnahm als das Embryosackvolumen und damit zugleich der Gehalt des Embryosackes an Zytoplasma, wodurch eine grosse zentrale Vakuole auf einem sehr frühen Stadium auftrat, wahrscheinlich (wie jetzt) schon nach der Teilung des Makrosporenkernes, wodurch seine Tochterkerne beträchtlich voneinander entfernt wurden und in den grösseren Plasmaportionen liegen blieben, die sich auf Grund der Oberflächenspannungen an den ± zugespitzten Polen angehäuft hatten;

5. dass auch die Deszendanten der erwähnten beiden Kerne (nach dem unter 2. gesagten müssen es wenige gewesen sein) sich nicht gleichmässig längs den Wänden des Embryosackes ordneten, sondern gleichfalls an den Polen blieben, teils auf Grund der gesteigerten Polarität, teils auf Grund der unter 4. erwähnten ungleichmässigen Verteilung des Zytoplasmas (ungefähr auf ähnliche Weise, wie bei der Bildung des nuklearen Endosperms mit Basalapparat z.B. bei den Polygonaceen [siehe EDMAN 1929, Fig. 20] oder, noch ähnlicher, bei *Xyris indica* nach WEINZIEHER 1914); und

6. dass die Kernteilungen synchron verlaufen sind,

muss eingesehen werden, dass die Anzahl der möglichen Kernkombinationen nicht gross gewesen sein kann. Dass die Anordnung aus vier mikropylären Kernen bestand (einer für die Eizelle, einer für die chemotropisch wirksame Synergide und einer als Endospermkern und, auf Grund des Synchronismus der

Kernteilung, ausserdem ein überschüssiger Kern) und aus einer, gleichfalls dank dem erwähnten Synchronismus, mit der mikropylären Gruppe gleichzähligen, also vierkernigen, chalazalen Konfiguration (ob primär einen andern Befruchtungsapparat oder ein Haustorium liefernd, bleibe dahingestellt), welche Anordnung der 8 Kerne an die Archegonstruktur gewisser Gymnospermenprothallien erinnert, ist dann nicht besonders bemerkenswert.

Die Zellbildung in diesem Embryosack verlief nach der Regel für mehrkernige Zellen simultan, und die vier Kerne an jedem der beiden Pole wurden von einander getrennt. Der gegenüber der Vakuole liegende Kern aus der mikropylaren Gruppe wurde jedoch von dem ebenso liegenden Kern aus der chalazalen Gruppe nicht durch Zellbildung getrennt, sondern diese beiden Kerne wurden in eine gemeinsame Zelle eingeschlossen. Die Ursache dazu liegt möglicherweise in dem scharf polaren Gegensatz zwischen den beiden Vierkerngruppen oder in der zwischen diesen Kernen liegenden grossen Vakuole, die eine rechtzeitige Verteilung der zentralen Plasmamasse an die beiden Kerne unmöglich machte.

Von den mikropylaren Zellen wurde, wie gesagt, eine zur Eizelle, eine zur Synergide und eine zum endospermbildenden Element. Die vierte Zelle wurde zum selben Organ, wie ihre Schwesterzelle, also zur Synergide, aber sie konnte und kann auch zu einem der andern Organe werden, also auch zur Eizelle (siehe oben) oder, wenn die Zellbildung um den Kern aus dem einen oder anderen Grunde ausblieb, zum endospermliefernden Kern. Diese Anordnung von vier ursprünglich gleichwertigen, aber zu spezifischen Funktionen umgewandelten Elementen ist zu einem für die Angiospermen charakteristischen, einheitlichen, erblichen Organ geworden, einem Befruchtungsapparat, dessen verschiedene Teile zusammenwirken, um die Aufgabe der Samenanlage zu erfüllen. Dieser Befruchtungsapparat der Angiospermen hat ein schönes Gegenstück in der mit einer Hülle versehenen, zweigeschlechtigen Angiospermenblüte, deren verschiedene Blumenblattbildungen, jede mit ihrer speziellen Funktion, aus einer Anzahl ziemlich gleichartiger Sporophylle entstanden sein dürften.

Der bemerkenswerteste Umstand beim Embryosack der Angiospermen ist der Anfang der Endospermbildung. Dieser ist eine Kombination einer, gleichfalls bei einigen Gymnospermen (z.B. bei *Welwitschia*) vorkommenden, Verschmelzung von Kernen eines weiblichen Gametophyten mit ebenfalls einer, auch bei einem Teil der Gymnospermen beobachteten, Verschmelzung von einem zweiten Spermakern mit dem Kern eines weiblichen Gametophyten. Auch wenn die bei den Angiospermen vorkommende Verschmelzung der Polkerne ein nahrungsphysiologisch bedeutungsvoller Nachklang einer mit den Verhältnissen bei *Welwitschia* verwandten Erscheinung ist, bei welcher Pflanze gewisse Kerne verschmelzen und die Entstehung eines nahrungsreichen Gewebes verursachen (PEARSON 1909), so genügt doch diese Verschmelzung bei den Angiospermen nicht mehr für die Bildung von Nährgewebe. Bisher in dieser Hinsicht gemachte Untersuchungen haben nämlich — mit Ausnahme einiger zweifelhafter Fälle — gezeigt, dass die Endospermbildung erst nach der Entwicklungsauslösung zustande

kommt, die im Zusammenhang mit der doppelten Befruchtung stattfindet, gleichviel ob der auslösende Spermakern nach oder vor der Verschmelzung der Polkerne beim Polkernsystem ankommt.

Von Interesse für die Frage nach der Natur der Polkerne, sowie auch für die Frage nach der Natur der Embryosackelemente im allgemeinen sind folgende allgemein bekannte Erscheinungen bei *Peperomia hispidula*, zu denen ich auch gewisse Gegenstücke bei *Atraphaxis frutescens* gefunden habe.

Peperomia hispidula (JOHNSON 1907, 1914) hat einen tetrasporischen Embryosack mit 16 Kernen. Von diesen wird einer zur Eizelle und einer zur Synergide, während die übrigen vierzehn verschmelzen, zuerst paarweise, dann alle zu einem Kern, dem primären Endospermkern. Gleichviel ob man diesen Embryosack als abgeleitet oder als primitiv (SCHÜRHOFF 1919) auffasst, und wie man auch die Kernteilungsfolge zu erklären sucht (RUTGERS 1923), so müssen doch im Verschmelzungsprodukt auch andere Kerne miteingeschlossen sein als die, welche nach der Archegontheorie Bauchkanalkerne oder wenigstens mit Bauchkanalspotenz ausgerüstet sind.

In Übereinstimmung mit dem über den aus 4 Elementen bestehenden Befruchtungsapparat der Angiospermen Gesagten, könnte man sich die Verhältnisse bei *Peperomia hispidula* folgendermassen entstanden denken. Aus einem normalen, monosporischen Embryosack hat sich durch Fortfall der Wandbildung bei der Reduktionsteilung ein Embryosack mit vier tetraedrisch angeordneten Kernen gebildet. Ein jeder von diesen liess einen Befruchtungsapparat entstehen, in welchem der überzählige Kern nicht zur Synergide wurde, wie bei einigen anderen 16-kernigen Embryosäcken, sondern zum Endospermkern. So bestand jeder Befruchtungsapparat aus einer Eizelle, einer Synergide und zwei Endospermkernen. Einige *Peperomia*-Arten besitzen diese Anordnung, aber nur die Eizelle und die Synergide des mikropylären Befruchtungsapparates funktionieren dort als solche, die der übrigen sind nur als an der Wand gelegene Zellpaare vorhanden, die bei der Endospermbildung untergehen. Bei *Peperomia hispidula* fällt sogar die Differenzierung dieser Elemente zu Zellen fort; sie sind zu Endospermelementen geworden.

Die Inhibierung solcher Differenzierungen und die Verschmelzung der auf diese Weise entstandenen Kerne mit den »ordentlichen» Polkernen habe ich mehrmals bei der Bildung von anomalen Embryosäcken bei *Atraphaxis frutescens* beobachtet. Es ist früher erwähnt worden, wie die Kernzahl der Zentralzelle vermehrt werden kann durch Kerne, die normalerweise Ei- oder Antipodenapparatelemente geworden wären. Fig 39 zeigt einen Embryosack (c), wo die beiden Synergiden fehlen, und wo der Zentralkern im Begriff steht gebildet zu werden durch die Verschmelzung von vier Kernen. Im nuzellären Embryosack derselben Figur fehlen sowohl der Ei- als auch der Antipodenapparat, und die Kerne der Zentralzelle, von denen vier vorhanden waren, sind im Begriff zu verschmelzen. Soviel ich sehen konnte, verschmelzen auch hier die Kerne anfangs paarweise.

Ob bei *Atraphaxis frutescens* ein solches, aus mehr als zwei Kernen gebildetes Verschmelzungsprodukt Endospermbildung verursachen kann, habe ich

nicht entscheiden können, aber ich habe doch in einem Embryosack ohne Antipoden (Fig. 45 A) ein an die Wand verlagertes Endosperm gefunden, dessen Kerne (Fig. 45 B) ums Vielfache grösser waren als normal, eine Menge grosser und kleiner Nukleolen enthielten und von einer sehr eigenartigen, amöboiden Form waren. Es ist möglich, dass dieses Endosperm entstanden war aus einem primären Endospermkern, der durch Verschmelzung mehrerer Kerne gebildet worden war.

Die verschiedenen Gleichwertigkeitstheorien unterscheiden sich von einander inbezug auf die Frage, ob nur die Zellen des Eiapparates oder ausserdem noch ein grösserer oder geringerer Teil der übrigen Embryosackelemente oder alle diese Elemente von $\pm$ potentiell gametischer Natur sind. Obgleich ich meinerseits geneigt bin, das Letztgenannte anzunehmen, habe ich in dieser Diskussion diese Frage offen gelassen.

Kommen bei den Angiospermen Diploparthenogensis und Apogametie gleichzeitig vor? Es ist also durchaus nicht ausgeschlossen, dass die neben der Eizelle liegenden Embryosackelemente, die Synergiden, und auch die weiterab im Embryosack belegenen Zellen, die Antipodenzellen, phylogenetisch Nachkömmlinge von Gameten sind, und dass sie, wenigstens in einigen Fällen, diese Natur zurückerhalten können. Hier würde also — mutatis mutandis — eine Erscheinung derselben Art vorliegen, wie in einer crassinuzellaten Samenanlage, wo rings um das ordentliche Archespor auch mehr oder weniger potentiell archesporiale Zellen liegen können.

Auch wenn die Ansicht von der potentiellen Gametennatur der Synergiden richtig ist, so würde das im allgemeinen keinen Einfluss auf die Benennuug der apomiktischen Entwicklung innerhalb eines Embryosackes haben, denn meist führt dieselbe zur Bildung von nur einem Embryo, und nach der landläufigen Ansicht entsteht dieser aus der mit Bestimmtheit als Ei definierten Zelle. Dieser einzige Embryo ist daher diploparthenogenetisch (generativ apogam).

Anders gestaltet sich das Verhältnis, wenn, wie bei *Atraphaxis frutescens* u.a., zwei oder mehrere Embryonen in demselben Embryosack gebildet werden. Wenn in solchen Fällen immer nur eine Zelle so ausgebildet werden würde, dass sie allein mit Sicherheit als Eizelle angesehen werden könnte, so könnte, abgesehen von der Möglichkeit, dass die übrigen Initialzellen irgend einmal im Lauf der Phylogenese von Gametennatur gewesen sein könnten, und unter Beibehaltung der Morphologie als Richtschnur für die Terminologie, der aus der Eizelle entstandene Embryo diploparthenogenetisch (generativ apogam) genannt werden, der oder die andern dagegen apogametisch (somatiscn apogam). Da es aber gerade bei diesen Pflanzen so oft geschieht, dass im Eiapparat zwei oder mehrere Zellen auch in morphologischer Hinsicht Übereinstimmung aufweisen (bei *Atraphaxis* sind sie ei-, bei *Burmannia coelestis* synergidenartig), ist es höchst wahrscheinlich, wenigstens nicht unwahrscheinlich, dass die erwähnten Embryonen aus morphologisch (und auch physiologisch) gleichwertigen Initialen entstanden waren, und dass der apomiktischen Entwicklung dieser Initialen darum eine gleichartige Bezeichnung gegeben werden muss. Ob als eine solche Diploparthenogenesis oder Apogametie gewählt werden soll,

ist selbstverständlich von der Auffassung der Natur der Initialen abhängig. Es lässt sich ja denken, dass diese in einigen Fällen als somatisch zu betrachten sind (bei *Burmannia coelestis* ist keine der Zellen des »Eiapparates» eiartig), in anderen Fällen als gametisch (Eiapparat mit mehreren eiartigen Zellen).

Am geeignetsten ist es, alle diese Embryonen als apomiktische (apogame) zu bezeichnen.

Zusammenfassung.

I. Die zytologische und embryologische Untersuchung von *Atraphaxis frutescens* C. KOCH (aus dem botanischen Garten in Lund) hat folgende Resultate ergeben:

1. In den Pollenfächern findet in sehr grossem Umfange Degeneration statt, welche alle Stadien des sporogenen Gewebes während der Entwicklung treffen kann, von der in »Ruhe» befindlichen Pollenmutterzelle bis zum fertigen Pollenkorn.
2. Wenn Reduktionsteilung zustande kommt, so verhalten sich die 44 (oder 45?) Chromosomen so, wie ROSENBERG (1927) es für *Hieracium boreale* beschrieben hat (Fig. 1—9), und eine ± unregelmässige Tetrade, oft mit einem oder mehreren überschüssigen Zwergkernen, ist die Folge (Fig. 10).
3. Durch Steigerung der Anzahl der univalenten Chromosomen entstehen bei der heterotypischen Teilung (Fig. 11) ziemlich oft Sammel- oder Restitutionskerne (Fig. 12, 13). Ebenso, wenn auch sehr selten, verhält es sich bei der homöotypischen Teilung durch Erhöhung der Anzahl der Hemiunivalente (Fig. 16, 17). Diese Bezeichnung schlage ich für die Univalenthälften vor, die dadurch entstehen, dass Univalente sich bei der heterotypischen Teilung teilen, worauf jede Hälfte zu ihrem Pol geht. Diese Hemiunivalente verhalten sich bei der homöotypischen Teilung auf dieselbe Weise, wie die nicht längsgeteilten Univalente bei der heterotypischen. Das Endresultat einer »Reduktionsteilung» mit Restitutionskernbildung (entweder bei der heterotypischen oder bei der homöotypischen Teilung) ist eine Dyade von diploiden Zellen (Fig. 14, 15).
4. Dyaden (oder Triaden) können auch durch seitliche Verschmelzung (»Endoduplication») bei der homöotypischen Teilung entstehen (Fig. 18—22).
5. Auch die Tapetenzellen (selbst die der dem Konnektiv zugewandten Seite des Pollenfaches) können sich zu grossen, vakuolenreichen, 2—4-kernigen, langgestreckten, bald degenerierenden »Riesenpollenkörnern» entwickeln (Fig. 23—25).
6. An der Basis des Nuzellus entwickelt sich eine Hypostase, die eine deutliche Grenze zwischen Nuzellus und Chalaza bildet.
7. Das primäre Archespor im Nuzellus macht den Eindruck, mehrzellig zu sein (Fig. 26).
8. Aus diesem wird eine (bisweilen zwei) zentral belegene Zelle zum ordentlichen Archespor herausdifferenziert, welches nach Abteilung einer Deckzelle

(Fig. 27) die Reduktionsteilung beginnt. Die lateral gelegenen Zellen im »primären Archespor» machen Aequationsteilungen durch ohne jegliche reduktive Tendenz.

9. Die Teilung des ordentlichen Archespors dürfte auf dieselbe Weise vorsichgehen, wie bei der Pollenbildung, also in einigen Fällen haploide oder durch Restitutionskernbildung (nach dem *Taraxacum*-Typus) diploide Embryosäcke entstehen lassen, in den meisten Fällen jedoch zum Untergang des ordentlichen Archespors oder dessen Deszendanten führen (Fig. 28—29).
10. In diesen Fällen entwickeln sich neben dem ordentlichen Archespor gelegene (aus den obengenannten lateralen »primären Archesporzellen» emanierende), aber auch tiefer darin befindliche Nuzelluszellen, wie auch Chalazazellen, direkt und ohne irgendwelche Reduktionsteilungssymptome zu diploiden Embryosäcken (Fig. 30, 31, 32, 37),
11. Diese Zellen beginnen ihr Wachstum je nach dem Vordringen der Entwicklung des Makroarchespors oder dessen Deszendanten oder sekundär eingesetzter Nuzellus- und Chalazazellen nach rückwärts in den Nuzellus und die Chalaza. Zuletzt entwickeln sich daher die Chalazazellen.
12. Diese beträchtliche Ungleichzeitigkeit bedingt eine deutliche Ungleichheit der Zeit, die den verschiedenen Embryosäcken zu ihrer Ausbildung zur Verfügung steht, und sie enthalten daher nach Abschluss der Kernteilungen eine variierende Anzahl Kerne (Fig. 33, 34). Die geringste Anzahl findet sich gewöhnlich bei den chalazalen Embryosäcken, bei denen die Anzahl bis auf zwei herabsinken kann (Fig. 38).
13. Die Embryosäcke wachsen sehr schnell, und die Kerne können daher oft nicht die Stellen im Embryosack erreichen, auf denen sie sich zu den resp. Elementen ausbilden sollen, sondern bleiben oft in der Zentralzelle eingeschlossen als undifferenzierte Kerne.
14. Die Folge der in 12. und 13. erwähnten Verhältnisse ist, dass sich verschiedene Arten aberranter Embryosacktypen bilden (Fig. 33—36 und 38—43). Besonders bemerkenswert sind Embryosäcke, die nur eine Eizelle und einen Zentralkern enthalten (Fig. 38). Doch werden auch oft normal zusammengesetzte Embryosäcke mit 2-kernigen Antipoden gebildet.
15. Der Embryobildung kann möglicherweise zuweilen eine Kopulation zwischen haploiden (oder auch diploiden?) Gameten vorangehen, aber vor allem geschieht sie apomiktisch. In derselben Samenanlage können sich mehrere Embryonen entwickeln, gleichviel ob sie sich in verschiedenen Embryosäcken bilden (Fig. 42) oder in demselben Embryosack (Fig. 41), oder ob diese Fälle kombiniert werden (Fig. 43). Embryonen können sich auch in chalazalen Embryosäcken bilden.
16. Embryonen aus einem mikropylär gestellten Eiapparat haben ein schmales (Fig. 43), andere Embryonen ein breites (Fig. 41) Suspensor.
17. Der Endospermbildung dürfte, wenigstens in einigen Fällen, eine Verschmelzung der Polkerne vorangehen. Die darauf gebildeten Kerne sind von ± unregelmässiger Form und enthalten mehrere bis viele kleine und grosse Nukleolen.

18. Der primäre Endospermkern kann auch durch Verschmelzung von mehr als zwei Zentralzellkernen (siehe 13.) entstehen (Fig. 39, 40). Möglicherweise sind die riesengrossen, nukleolenreichen und sehr unregelmässig geformten (amöboiden) Kerne (Fig. 45 B) aus dem Endosperm nach der Fig. 45 A aus so einem Verschmelzungskern entstanden.
19. Die Endosperm- und die Embryobildung beginnen oft zu verschiedenen Zeiten. Häufig beginnt die Endospermbildung beträchtlich früher als die Embryobildung, aber noch häufiger sind die Polkerne noch nicht verschmolzen, wenn der Embryo schon vielzellig ist. Wahrscheinlich kommt in solchen Fällen, wie Fig. 33 wiedergibt, und wo die Samenanlage schon zusammengeschrumpft ist, die Endospermbildung überhaupt nicht mehr zustande.
20. Wenn die Endospermbildung durchgeführt wird, geschieht sie nuklear und einseitig peripher unter Abscheidung eines Basalapparates, der sich allmählich in vielkernige Zellen aufteilt (Fig. 42) und zuletzt obliteriert wird.

II. Ein geringfügiges Material von *Atraphaxis lanceolata* Meissn. (aus dem bot. Garten im Berlin), die oft als Synonym von *Atraphaxis frutescens* angeführt wird, zeigte ähnliche aberrante sowohl nuzellare als auch chalazale Embryosäcke, wie *Atraphaxis frutescens*.

III. In den Wurzelspitzen von *Atraphaxis*-Früchten habe ich folgende Chromosomenzahlen gefunden:

A. frutescens C. Koch	(aus d. bot. Garten in Darmstadt)	2 x = ca. 90 (88?),
A. lanceolata Meissn.	(» » » » Lyon)	2 x = ca. 45 (44?),
A. Billardieri Jaub. et Spach	(» » » » Hamburg)	2 x = ca. 45 (44?),
A. spinosa L.	(» » » » Lyon)	2 x = ca. 45 (44?).

IV. Für die Entstehung eines Gametophyten mit derselben Chromosomenzahl wie beim Muttersporophyt, wird RENNERS Terminus Apomeiosis vorgeschlagen, und für die Fälle, wo diese Entstehung im sporogenen Gewebe geschieht, Diplosporie, im nicht sporogenen Aposporie (S. 40—45).

Für die Entstehung eines Sporophyten mit derselben Chromosomenzahl, wie beim Muttergametophyt, wird WINCKLERS Terminus Apomixis vorgeschlagen, und für die Fälle, wo diese Entstehung in einem Gameten geschieht, Diploparthenogenesis, in einer somatischen Zelle RENNERS Terminus Apogametie (S. 45—47).

V. Ein Überblick über die sporangialen (S. 47) und die gametophytischen (S. 49) Verhältnisse bei den Angiospermen ergibt, dass bei denselben die Grenze zwischen makrosporogenem und somatischem Nuzellusgewebe schwer zu ziehen sein kann, und dass die Frage nach der gametischen oder nicht-gametischen Natur der embryobildenden Embryosackelemente oft schwer zu beantworten ist.

Da also, wie bei *Atraphaxis frutescens*, apomeiotische Embryosäcke auch aus anderen Nuzelluszellen als dem normal belegenen ordentlichen Archespor gebildet werden, kann es schwer oder gar unmöglich sein zu entscheiden, ob

erstere diplosporisch oder aposporisch sind. Die chalazalen Embryosäcke bei *Atraphaxis frutescens* sind zweifellos aposporisch (S. 48).

Es ist durchaus nicht ausgeschlossen, dass, wenn, wie bei *Atraphaxis frutescens*, mehrere apomiktische Embryonen in ein und demselben Embryosack entstehen, die Initialzellen dieser Embryonen gleichwertig gewesen sind. Es ist deshalb unrichtig, einen definitiven Unterschied zwischen diesen Embryonen zu machen, wie es bisher der Brauch war, und nur den einen für parthenogenetisch anzusehen und den oder die anderen für apogametisch. Es kann jedoch diskutabel sein, ob man sie alle als parthenogenetisch bezeichnen soll oder als apogametisch. Am sichersten ist es, sie einfach apomiktisch zu nennen (S. 58).

Zusatz während der Korrektur. Nach Drucklegung des obigen kam ich in die Lage, an noch einem *Atraphaxis*-Material eine embryologische Untersuchung vornehmen zu können. Dieses ist von Herrn Amanuens E. SÖDERBERG im Hamburger Botanischen Garten von einem Strauche gesammelt worden, der die Bezeichnung *Atraphaxis Billardieri* Jaub. et Spach trug, und von dem wahrscheinlich auch die auf Seite 15, 16 und 61 erwähnten Früchte herstammen. Gepresstes Material liess indessen erkennen, dass die Pflanze eine *Atraphaxis frutescens* C. Koch ist, welche Bestimmung Herr Professor Dr. G. SAMUELSSON bestätigt hat.

Aus dem mit KARPETSCHENKOs Formalin-Chromsäure-Mischung fixierten Material, das aus Blütenknospen in verschiedenen Stadien bestand, fertigte Herr Fil. mag. N. P. ÅKERBERG in der auf Seite 15 angegebenen Weise Schnitte an, die genau dieselben embryologischen Eigentümlichkeiten aufweisen, welche im vorhergehenden bei *Atraphaxis frutescens* beschrieben worden sind.

Die Freunde, welche auch bei dieser Untersuchung mitgeholfen haben, bitte ich meinen herzlichen Dank entgegenzunehmen.

Literatur.

ASCHERSON, P. und GRAEBNER, P. 1913, Synopsis d. mitteleurop. Flora. Leipzig 1908—1913.

BENSON, M. 1904, *Telangium* Scotti a new species of *Telangium* (*Calymmatotheca*) showing structure. Ann. of Bot. 18 S. 161.

BÖÖS, G. 1917, Über Parthenogenesis in der Gruppe *Aphanes* der Gattung *Alchemilla*. Lunds Universitets Årsskr. N. F. Avd. 2. Bd. 13: 4.

CARANO, E. 1919, *L'Erigeron-Karwinskianus* var. *mucronatus* è apogamo. Rendic. acc. Lincei. Ser. 5. 28 S. 412.

—— 1920, Studi cito-embriologico sul genere *Erigeron*. Rendic. acc. Lincei. Ser. 5. 29 S. 157.

—— 1921, Nuove ricerche sulla embriologia delle »*Asteraceae*». Ann. di Bot. Vol. 15: 3.

CHAMBERLAIN, C. J. 1897, Contribution to the life history of *Salix*. Bot. Gaz. 23 S. 147.

CHIARUGI, A. 1926, Aposporia e apogamia in *Artemisia nitida*. Nuovo Giorn. bot. Ital. N. S. 33 S. 501.

—— und FRANCINI, E. 1930, Apomissia in »Ochna serrulata» Walp. Nuov. Giorn. bot. Ital. N. S. Vol. 37 S. 1.

CHODAT, R. 1904, Sur l'embryogénie de *Parnassia palustris*. C. R. soc. phys. et d'hist. nat. Genève, 21 S. 69.

COOK, M. T. 1906, The embryogeny of some Cuban *Nymphaeaceae*. Bot. Gaz. 42 S. 376.

DAHLGREN, K. V. O. 1915, Der Embryosack von *Plumbagella*, ein neuer Typus unter den Angiospermen. Arkiv för Bot. 14: 8.

DAMMER, N. 1891, Die Familie *Polygonaceae* in ENGLER-PRANTL, Die nat. Pflanz. Fam. Bd. III.

DODEL, A. 1891, Beiträge zur Kenntnis der Befruchtungserscheinungen bei *Iris sibirica*, Festschr. f. NÄGELI und KÖLLIKER, Zürich.

DUDGEON, W. 1918, Morphology of *Rumex crispus*. Bot. Gaz. Bd. 66.

EDMAN, G. 1929, Zur Entw. Gesch. d. Gattung *Oxyria* Hill, nebst zytolog., embryolog. und system. Bemerk. über einig. andere Polygonaceen. Acta Horti Bergiani. Bd. 9: 7 S. 165.

ERNST, A. 1901, Beiträge zur Kenntn. der Entw. des Embryosackes und des Embryos (Polyembryonie) von *Tulipa Gesneriana* L. Flora 88 S. 37.

—— 1902, Chromosomenreduktion, Entw. des Embryosackes und Befrucht. bei *Paris quadrifolia* L. und *Trillium grandiflorum* Salisb. Flora 91 S. 1.

—— 1908 a, Ergebnis neuerer Untersuchungen über den Embryosack der Angiospermen. Verh. schweizer. naturf. Ges. 91. Jahresvers. S. 230.

—— 1908 b, Zur Phylogenie des Embryosackes der Angiospermen. Ber. d. d. bot. Ges. Bd. 26 a S. 419.

—— 1909, Apogamie bei *Burmannia coelestis*. Ber. d. d. bot. Ges. Bd. 27 S. 157.

—— 1918, Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich. Jena.

—— und BERNARD, CH. 1912, Entwicklungsgesch. des Embryosackes, des Embryos und des Endosperms von *Burmannia coelestis* DON. Ann. Jard. Buitenzorg, Ser. 2, Bd 11 S. 234.

FISCHER, A. 1880, Zur Kenntnis der Embryosackentw. einiger Angiospermen. Jenaische Ztschr. Med. u. Nat. N. F. Bd. 7 S. 9.

GRAF, J. 1921, Beitr. zur Kenntn. der Gatt. *Populus*. Beih. bot. Centralbl. Bd. 38 S. 405.

GUIGNARD, L. 1881, Sur la polyembryonie chez quelques Mimosées. Bull. Soc. bot. France, Bd. 28 S. 177.

—— 1901, La double fécondation dans le *Najas major*. Journ. de Bot. Bd. 15 S. 205.

HABERLANDT, G. 1925, Zur Embryologie von *Allium odorum* L. Ber. d. d. bot. Ges. Bd. 43 S. 559.

HÅKANSSON, A. 1923, Studien über die Entw. Gesch. der Umbelliferen. Lunds Univ. Årsskr. N. F. Avd. 2, 18.

HÄUSER, R. 1916, Untersuch. an Makrogametophyt. der Piperaceen. Beitr. zur allg. Bot. Bd. 1 S. 115.

JARETZKY, R. 1927, Die Degenerat. Erschein. in den Blüten von *Rumex flexuosus*. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 68.

—— 1928, Histologische und karyologische Studien an Polygonaceen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 69: 3.

JOHNSON, D. S. 1907, A new type of embryosac in *Peperomia*. John Hopkins Univ. Circular. N. F.: 3 S. 19.

JOHNSON, D. S. 1914, Studies in the development of the *Piperaceae*. II. The structure and seed-development of *Peperomia hispidula*. Amer. Journ. of Bot. 1 S. 323 und 357.

JØRGENSEN, C. A. 1928, The experimental formation of heteroploid plants in the genus *Solanum*. Journ. of Genetics Vol. 29: 2 S. 133.

JUEL, H. O. 1906, Die Tetradenteilung bei *Taraxacum* und anderen Cichorieen. K. Svenska Vet.-Akad. Handl. 39: 4.

—— 1904, Die Tetradenteilung in der Samenanlage von *Taraxacum*. Arkiv för Bot. 2.

KARSTEN, G. 1902, Über die Entw. der weibl. Blüte bei einigen Juglandaceen. Flora. Bd. 90 S. 316.

LANG, W. H. 1898, On apogamy and the development of sporangia upon Fern Prothalli. Phil. Trans. Roy. Soc. London. Bd. 190 S. 187.

LEDEBOUR, C. F. 1846—1851, Flora Rossica III, Stuttgart.

LLOYD, F. E. 1902, The comparative embryology of the Rubiaceae. Mem. Torrey Bot. Club. Bd 8 S. 1.

LOTZY, P. 1899, Contributions to the life-history of the genus Gnetum. Ann. Jard. Buitenz. Ser. 2, Bd 1 S. 46.

MAGNUS, W. 1913, Die atypische Embryosackentw. der Podostemonaceen. Flora. Bd. 105 S. 275.

MANEVAL, W. E. 1914, The development of Magnolia and Liriodendron, including a discussion of the primitiveness of the Magnoliaceae. Bo. Gaz. Bd. 27 S. 1.

MURBECK, S. 1901, Parthenogenet. Embryobild. in der Gattung *Alchemilla*. Lunds Univ. Årsskr. Bd. 36 Avd. 2: 7.

—— 1902, Über Anomalien im Bau des Nuzellus und des Embryosackes bei parthenogenet. Arten der Gattung *Alchemilla*. Lunds Univ. Årsskr. Bd. 38 Avd. 2: 2.

—— 1916, Über die Organisation, Biologie und verwandtschaftl. Bezieh. der Neuradoiden. Lunds Univ. Årsskr. N. F. Bd. 12. Avd. 2: 6.

ONO, T. 1928, Further invest. on the cytology of *Rumex*. Bot. Mag. Tokyo, Vol. 42: 503.

OSAWA, J. 1913, Studies on the cytology of some species of *Taraxacum*. Archiv für Zellforsch. Bd. 10 S. 450.

OSTERWALDER, A. 1898, Beiträge zur Embryologie von *Aconitum Napellus* L. Flora Bd. 85 S. 254.

OVERTON, E. 1891, Beitrag zur Kenntnis der Entw. und Vereinigung der Geschlechtsprodukte bei *Lilium Martagon*. Festschr. für NÄGELI und KÖLLIKER, Zürich.

PACE, L. 1913, Apogamy in *Atamosco*. Bot. Gaz. Bd. 56 S. 376.

PALM, B. 1915, Studien über Konstruktionstypen und Entwicklungswege des Embryosackes der Angiospermen. Stockholm.

PEARSON, H. H. W. 1909, Further observations on *Welwitschia*. Philos. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B. 200 S. 331.

—— and THOMSON, M. R. H. 1918, On some states in the life-history of *Gnetum* Transact. Roy. Soc. South-Africa, Bd. 6 S. 231.

PERSIDSKY, D. 1914, Einige Fälle anomaler Bildung des Embryosackes bei *Delphinium elatum* L. Mem. soc. nat. Kiew, Bd. 23 S. 97.

PORSCH, O. 1907, Versuch einer Phylogenie des Embryosackes und der doppelten Befruchtung der Angiospermen. Verh. zool.-bot. Ges. Wien 1907 S. 120.

—— 1907, Versuch einer phylogenetischen Erklärung des Embryosackes und der doppelten Befruchtung der Angiospermen. Jena.

RENNER, O. 1916, Zur Terminologie des pflanzl. Generationswechsels. Biol. Centr. Blatt. Bd. 36 S. 337.

ROSENBERG, O. 1906, Über der Embryobild. in der Gattung *Hieracium*. Ber. d. d. bot. Ges. Bd. 24 S. 157.

ROSENBERG, O. 1908, Cytological studies on the apogamy in *Hieracium*. Bot. Tidskr. Bd. 28 S. 143.

—— 1927, Die semiheterotypische Teilung und ihre Bedeutung für die Entstehung verdoppelter Chromosomenzahlen. Hereditas. Bd. 8 S. 305.

—— 1930, Apogamie und Parthenogenesis bei Pflanzen. Bd. 2: L der »Handbuch der Vererbungswissenschaft» von BAUR, E. und HARTMANN, M. Berlin.

ROTH, F. 1907, Die Fortpflanzungsverhältnisse bei der Gattung *Rumex*. Diss. Bonn.

RUTGERS, F. L. 1923, Reliquiae Treubianae III. Embryosac and embryo of *Moringa oleifera* LAM. The female gametophyte of Angiosperms. Ann. Jard. Buitenz. Bd. 33 S. 1.

SCHKORBATOW, L. 1912, Parthenogenetische und apogame Entw. bei den Blütenpflanzen. Entwicklungsgeschichtliche Studien an *Taraxacum officinale*. Trav. Soc. nat. Univ. imp. Kharkow. Bd. 45 S. 15.

SCHNARF, K. 1929, Embryologie der Angiospermen. Bd. X: 2 der »Handbuch der Pflanzenanatomie» von LINSBAUER, K. Berlin.

SCHÜRHOFF, P. N. 1919, Zur Phylogenie der Angiospermen. Ber. d. d. bot. Ges. Bd. 37 S. 160.

SCHWARZENBACH, F. 1922, Untersuch. über die Sterilit. von *Cardamine bulbifera* (L.) Crantz. Flora. Bd 115 S. 393.

SEARS, P. B. 1917, Ameiotic parthenogenesis in *Taraxacum vulgare* (LAM.) SCHRK. and *T. laevigatum* (Willd.) D.C. Ohio Journ. Sci. Bd. 27 S. 97.

—— 1922, Variations in cytology and gross morphology of *Taraxacum*. I. Cytology of *Taraxacum laevigatum*. Bot. Gaz. Bd. 73 S. 308.

STENAR, H. 1925, Embryologische und cytologische Studien über *Limnanthes Douglasii* R. Br. Svensk Bot. Tidskr. Bd. 19 S. 133.

—— 1925, Embryologische Studien. I. Zur Embryologie einiger Columniferen. Diss. Uppsala.

STRASBURGER, E. 1877, Über Befruchtung und Zellteilung. Jenaische Ztschr. Bd. 11 S. 435.

—— 1907, Apogamie bei *Marsilia*. Flora. Bd. 97 S. 234.

—— 1910, Sexuelle und apogame Fortpflanzung bei Urticaceen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 47 S. 245.

SVENSON, H. G. 1925, Zur Embryologie der Hydrophyllaceen, Borraginaceen und Heliotropaceen. Uppsala Univ. Årsskr., Mat. och Naturvet. 2.

TÄCKHOLM, G. 1915, Beobachtungen über die Samenentw. einiger Onagraceen. Svensk Bot. Tidskrift. Bd. 9 S. 294.

TREUB, M. 1905, L'apogamie de *l'Elatostema acuminatum*. Ann. Jard. Buitenz. 2 Ser. Bd. 5 S. 141.

VERMOESEN, C. 1911, Contribut. à l'étude de l'ovule, du sac embryon etc. La Cellule. Bd. 27 S. 113.

WEINZIEHER, S. 1914, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von *Xyris indica* L. Flora. Bd. 106 S. 393.

Inhalt.

Gedruckt den 14. October 1931.